

Pedro Manuel da Silva Duarte

**ECOLOGIA DA ALGA AGARÓFITA *Gelidium sesquipedale*.
MODELAÇÃO MATEMÁTICA DA PRODUTIVIDADE E
DINÂMICA POPULACIONAL .**

**Dissertação apresentada para obtenção do
Grau de Doutor em Ciências do Ambiente
pela Universidade Nova de Lisboa,
Faculdade de Ciências e Tecnologia.**

Lisboa

1994

AGRADECIMENTOS

É difícil enumerar todas as pessoas que contribuíram para este trabalho. Desde o início as dificuldades não foram poucas, mas as boas vontades também não. Será talvez difícil arranjar um melhor exemplo de interdisciplinaridade, não pela temática do trabalho, mas pela diversidade de pessoas e instituições que para ele contribuíram de alguma forma.

A Junta Nacional de Investigação Científica e Tecnológica concedeu-me uma bolsa de doutoramento (BD 154-IG) que garantiu a minha subsistência no período em que realizei a parte prática do trabalho (Dezembro de 1990 - Dezembro de 1993). As análises laboratoriais foram na sua maioria realizadas no então Departamento de Estudos de Impactes Industriais (DEII) do Instituto Nacional de Engenharia e Tecnologia Industrial (INETI). Algumas análises químicas foram realizadas no Centro de Tecnologia Química e Bioquímica de Oeiras e uma parte significativa do trabalho experimental no Laboratório Marítimo da Guia. A todas estas instituições e aos seus técnicos expresso aqui o meu profundo reconhecimento.

Embora correndo o risco de me esquecer de alguém não posso deixar de agradecer muito especialmente às seguintes pessoas:

Em primeiro lugar ao Professor Doutor João Gomes Ferreira, orientador deste trabalho, pela constante disponibilidade que sempre demonstrou para partilhar os momentos bons e os momentos menos bons decorrentes da execução da tese e pela forma como doseou sabiamente a sua orientação.

À Doutora Constança Peneda cujo apoio incansável no DEII possibilitou a realização do trabalho de campo e da maior parte das análises laboratoriais. Na verdade iniciei o presente trabalho como bolseiro do INETI graças ao seu apoio.

De entre os funcionários do então DEII devo um agradecimento muito especial à Doutora Fernanda Duarte pelo apoio nas análises químicas, ao Snr. António Morais pelo apoio no trabalho de mergulho e de laboratório, à Dra. Zaíra pelos ensinamentos de métodos analíticos e muito especialmente ao Doutor Amaral Afonso pelas lições de estatística e pela sua amizade.

O trabalho experimental realizado no Laboratório Marítimo da Guia (LMG) foi também fundamental para a execução deste trabalho. Neste caso quero agradecer

ao Professor Doutor Luis Cancela da Fonseca pelo apoio que prestou logo que solicitei a utilização de parte das instalações daquele laboratório. Um agradecimento muito especial é também devido ao Professor Doutor Orlando Luis pelas facilidades que de imediato concedeu no LMG. Apesar de toda a boa vontade das duas pessoas citadas, a sua ajuda só foi possível graças à boa vontade do Professor Catedrático Doutor Luiz Saldanha a quem quero aqui também manifestar o meu reconhecimento.

O Professor Doutor Rui Santos prestou um apoio muito importante na fase inicial deste estudo, especialmente na realização de trabalho de campo. Posteriormente facultou o acesso a parte dos seus dados com os quais este trabalho foi enriquecido. Por essas razões quero aqui expressar-lhe o meu reconhecimento.

Quero ainda agradecer ao Pedro Vicente pelo apoio informático que prestou a dada altura da realização deste trabalho.

Devo também um agradecimento muito especial aos meus pais pelo apoio e incentivo que sempre me deram.

À Ana Catarina e à Marília

RESUMO

Neste trabalho estudou-se a ecologia da alga agarófita *Gelidium sesquipedale* com base em amostras recolhidas no Cabo Espichel (costa ocidental portuguesa) e em experiências laboratoriais. Quantificou-se a produtividade da espécie através de métodos baseados nas variações de biomassa e em experiências de incubação. Investigou-se a dependência da fotossíntese e da respiração relativamente à intensidade luminosa e à temperatura e desenvolveu-se um modelo teórico para exprimir a referida dependência. Demonstrou-se o efeito sinérgico daqueles parâmetros na produtividade da espécie bem como a capacidade que o *G. sesquipedale* tem para se adaptar a diferentes condições médias de luz e temperatura. Os resultados sugerem que durante o Verão as algas podem apresentar uma maior eficiência fotossintética do que durante o Inverno, período em que a produtividade líquida de uma parte significativa dos povoamentos de *G. sesquipedale* é negativa.

Os resultados deste estudo foram sintetizados num modelo matemático que permite simular a evolução da estrutura demográfica em termos de biomassa ou densidade numérica de uma população de macroalgas dividida em classes de tamanho, bem como simular diferentes estratégias de exploração. Os resultados do modelo sugerem que se pode obter uma produção sustentada desta espécie se a apanha de algas for efectuada através do corte das frondes e se a altura de corte for escolhida correctamente.

ABSTRACT

In this work the ecology of the agarophyte *Gelidium sesquipedale* has been studied. Field work and laboratory experiments were carried out. Sampling was conducted at Cape Espichel (portuguese west coast). Productivity was measured by means of harvesting methods and incubation experiments. The functional relationships between photosynthesis and respiration relative to light intensity and temperature were studied and quantified using a theoretical model developed in this work. The synergistic effects of these parameters on productivity were demonstrated as well as the acclimation capacity of *G. sesquipedale* to different average light and temperature conditions. The obtained results suggest that summer acclimated plants can have higher photosynthetic efficiencies than winter acclimated ones. In the winter a significant part of the *G. sesquipedale* standings has a negative net productivity.

The results of this study were used to build a mathematical model. The model allows the simulation of the demographic structure, in biomass or density units, of a macroalgal population divided in size-classes, as well as different harvesting strategies of the population. Model results suggest that a sustained production of the studied species can be achieved by harvesting the population with cutting devices if the cutting height is properly chosen.

RÉSUMÉ

Dans ce travail, l'écologie de l'agarophyte *Gelidium sesquipedale* a été étudiée au moyen d'échantillons récoltés au Cabo Espichel (côte occidentale portugaise) et d'expériences au laboratoire. La productivité de l'espèce a été mesurée par des méthodes basées sur les variations de biomasse et sur des expériences d'incubation. Les dépendances de la photosynthèse et de la respiration par rapport à l'intensité lumineuse et à la température ont été étudiées et quantifiées grâce à un modèle théorique développé dans ce travail. Les effets synergiques de ces paramètres sur la productivité ont été démontrés ainsi que la capacité de *G. sesquipedale* à s'acclimater à différentes conditions moyennes de lumière et température. Les résultats suggèrent que durant l'été les algues peuvent présenter une meilleure efficacité photosynthétique que durant l'hiver, période où la productivité liquide d'une partie significative du peuplement de *G. sesquipedale* est négative.

Les résultats de cette étude ont été synthétisés dans un modèle mathématique qui a permis de simuler l'évolution des structures démographiques en terme de biomasse ou de densité numérique d'une population de macroalgues divisée en classes de taille ainsi que de simuler différentes stratégies d'exploitation de l'algue. Les résultats du modèle suggèrent qu'il est possible de maintenir une production stable de cette espèce en taillant les individus lorsque la hauteur de coupe est appropriée.

ÍNDICE

PREFÁCIO.....	xxi
1-INTRODUÇÃO	1
2-OBJECTIVOS DO TRABALHO	3
3-ESTADO ACTUAL DOS CONHECIMENTOS.....	5
3.1-Biologia e ecologia do <i>Gelidium sesquipedale</i>	5
3.2-Produtividade do <i>G. sesquipedale</i>	9
3.2-Modelação da produção de macroalgas e a sua aplicação à gestão	13
3.4-Importância económica e gestão do <i>G. sesquipedale</i>	20
4-LOCAL DE ESTUDO.....	23
5-MATERIAL E MÉTODOS.....	27
5.1-Amostragem.....	28
5.1.1-Parâmetros físico-químicos.....	28
5.1.2-Biomassa e estrutura populacional.....	29
5.1.3-Taxas de crescimento e remoção de biomassa por mortalidade e quebra das frondes	31
5.1.4-Produtividade e respiração.....	32
5.1.5-Determinação da produtividade anual com base nas variações de biomassa, na mortalidade e quebra das frondes.....	36
5.1.6-Teores em azoto, carbono, fósforo e pigmentos.....	38
5.2-Ensaio laboratoriais	40
5.2.1-Aclimatização das algas.....	42
5.2.2-Ensaio multifactoriais, produtividade e respiração.....	44
5.2.3-Medição das taxas de exsudação.....	46
5.2.4-Relações superfície/biomassa	47
5.2.5-Tratamento dos resultados experimentais.....	52
5.3-Modelação.....	56
5.3.1-Algoritmos matemáticos	57
5.3.1.1-Conceitos teóricos.....	57
5.3.1.2-Calibração.....	85
5.3.1.3-Validação.....	85
5.3.1.4-Análise de sensibilidade	86
5.3.2-Implementação informática segundo uma metodologia de programação orientada por objectos - utilização do EcoWin.....	87
6-RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	92
6.1-Characterização da população de <i>G. sesquipedale</i> do Cabo Espichel.....	92
6.1.1-Estrutura populacional e remoção de biomassa.....	92
6.1.2-Produtividade primária e teores em azoto e fósforo.....	98
6.3-Ensaio laboratoriais	105
6.3.1-Verificação do modelo de produtividade.....	105

6.3.1.1-Influência da luz e da temperatura nos parâmetros do modelo de produtividade.....	105
6.3.1.2-Qualidade do ajuste do modelo de produtividade aos dados experimentais.....	109
6.3.2-Importância da aclimatização sazonal na produtividade e respiração das algas.....	116
6.4-Modelação	141
6.4.1-Simulação de referência.....	141
6.4.2-Análise de sensibilidade.....	150
6.4.2.1-Coefficiente de extinção da luz.....	150
6.4.2.2-Sensibilidade às condições iniciais.....	155
6.4.2.3-Sensibilidade aos tempos de desenvolvimento da fotossíntese e da fotoinibição.....	161
6.4.3-Simulação da apanha de algas.....	166
6.4.4-Considerações gerais.....	173
7-CONCLUSÕES	178
8-BIBLIOGRAFIA.....	182

ANEXOS

Anexo 1 - Resultados das experiências de incubação efectuadas no mar e parâmetros de referência medidos.....	197
Anexo 2 - Resultados de produtividade líquida em função da intensidade luminosa e da temperatura obtidos com algas aclimatizadas a condições de Inverno e a uma profundidade de 13 m.....	201
Anexo 3 - Resultados de produtividade líquida em função da intensidade luminosa e da temperatura obtidos com algas aclimatizadas a condições de Inverno e a uma profundidade de 9 m.....	205
Anexo 4 - Resultados de produtividade líquida em função da intensidade luminosa e da temperatura obtidos com algas aclimatizadas a condições de Verão e a uma profundidade de 13 m.....	209
Anexo 5 - Resultados de produtividade líquida em função da intensidade luminosa e da temperatura obtidos com algas aclimatizadas a condições de Inverno e a uma profundidade de 9 m.....	213
Anexo 6 - Resultados de produtividade líquida em função da intensidade luminosa e da temperatura obtidos com algas não aclimatizadas.....	217
Anexo 7 - Código fonte em Turbo Pascal para Windows desenvolvido no decorrer do presente estudo.....	221

ÍNDICE DE FIGURAS

Fig.3.01-Forma típica e parâmetros característicos de uma curva de produtividade <i>versus</i> intensidade luminosa.	18
Fig.4.01-Localização do local de colheita das amostras.	23
Fig.4.02-Alturas da ondulação e respectivas probabilidades.	24
Fig.4.03-Temperaturas médias à superfície em Sesimbra (anos de 1990 e 1991).	25
Fig.5.01-Representação esquemática de parte de uma fronde de <i>G. sesquipedale</i> com uma ramificação.	48
Fig.5.02-Imagem obtida por digitalização de frondes de <i>G. sesquipedale</i>	49
Fig.5.03-Regressão entre peso seco e área das frondes de <i>G. sesquipedale</i>	52
Fig.5.04-Fluxograma do modelo de produção segundo a "Energy circuit language".	58
Fig.5.05-Efeito do crescimento na forma da distribuição das frequências dos tamanhos dentro de uma classe.	64
Fig.5.06-Transições entre os três estados possíveis dos pigmentos - fundamental, excitado e inibido (Q_1 , Q_2 e Q_3 , respectivamente) utilizando a simbologia da "Energy circuit language"	69
Fig.5.07-Transições entre dois estados dos pigmentos - fundamental e excitado (Q_1 e Q_2 , respectivamente) utilizando a simbologia da "Energy circuit language"	74
Fig.6.01-Variação da densidade de biomassa (peso seco) ao longo de 27 meses de colheitas e respectivos limites de confiança ao nível de significância de 95%.	93
Fig.6.02-Variação do peso fresco do <i>Gelidium sesquipedale</i> e epífitas	93
Fig.6.03-Variação da densidade de biomassa das quatro classes consideradas.	94
Fig.6.04-Variação da densidade numérica das quatro classes consideradas.	95
Fig.6.05-Percentagem média diária de frondes quebradas em função do seu comprimento inicial	95
Fig.6.06-Redução do tamanho das frondes em função do seu comprimento inicial.	96
Fig.6.07-Taxa de mortalidade diária entre Agosto de 1989 e Outubro de 1991.	97
Fig.6.08-Percentagem diária de frondes quebradas entre Agosto de 1989 e Outubro de 1991.	97
Fig.6.09-Variação da produtividade líquida média diária entre Maio de 1990 e Outubro de 1991 calculada pelo método de Wiegert & Evans (1964) e pelo método descrito neste trabalho.	99
Fig.6.10-Concentrações de nutrientes no Cabo Espichel. Amónia, nitrato+nitrato (eixo da esquerda) e fosfato (eixo da direita).	100
Fig.6.11-Variação do teor em fósforo. A linha contínua marca a concentração mínima as duas linhas descontínuas delimitam os valores críticos	101

Fig.6.12-Variação do teor em azoto. A linha contínua marca a concentração mínima, as duas linhas descontínuas delimitam os valores críticos	102
Fig.6.13-Produtividade bruta em função da intensidade luminosa e da temperatura. Medições efectuadas no mar.....	103
Fig.6.14.-Regressões lineares (Modelo I) entre o inverso da temperatura e o logaritmo natural do declive inicial.....	107
Fig.6.15-Regressões entre o logaritmo natural da produtividade e o inverso da temperatura.....	107
Fig.6.16-Superfície obtida por ajuste do modelo (fórmula incluída na figura) aos pontos experimentais (círculos) obtidos a partir de medidas de produtividade de algas aclimatizadas a condições de Inverno e a uma profundidade de 13 m.....	110
Fig.6.17-Superfície obtida por ajuste do modelo (fórmula incluída na figura) aos pontos experimentais (círculos) obtidos a partir de medidas de produtividade de algas aclimatizadas a condições de Inverno e a uma profundidade de 9 m.....	111
Fig.6.18-Superfície obtida por ajuste do modelo (fórmula incluída na figura) aos pontos experimentais (círculos) obtidos a partir de medidas de produtividade de algas aclimatizadas a condições de Verão e a uma profundidade de 13 m.....	112
Fig.6.19-Superfície obtida por ajuste do modelo (fórmula incluída na figura) aos pontos experimentais (círculos) obtidos a partir de medidas de produtividade de algas aclimatizadas a condições de Verão e a uma profundidade de 9 m.....	113
Fig.6.20-Superfície obtida por ajuste do modelo (fórmula incluída na figura) aos pontos experimentais (círculos) obtidos a partir de todas as medidas de produtividade correspondentes aos 4 tipos de aclimatização utilizados.....	114
Fig.6.21-Superfície obtida por ajuste do modelo (fórmula incluída na figura) aos pontos experimentais (círculos) obtidos a partir de algas recolhidas no Cabo Espichel e incubadas sem aclimatização.....	115
Fig.6.22-Variação do teor em clorofila <i>a</i> durante a aclimatização a condições de Inverno (a) e Verão (b) às profundidades simuladas de 9 e 13 m	117
Fig.6.23-Variação do teor em R-Ficoeritrina durante a aclimatização a condições de Inverno (a) e Verão (b) às profundidades simuladas de 9 e 13 m	118
Fig.6.24-Variação da clorofila <i>a</i> e da R-Ficoeritrina em frondes de <i>G. sesquipedale</i> recolhidas no Cabo Espichel a cerca de 10 m de profundidade.....	119
Fig.6.25-Taxas respiratórias em função da temperatura medidas em algas previamente sujeitas aos 4 tipos de aclimatização.....	125
Fig.6.26-Taxas respiratórias em função da temperatura obtidas com algas não aclimatizadas.....	125

Fig.6.27-Regressões lineares (Modelo I) entre o logaritmo natural da taxa respiratória e a temperatura.....	126
Fig.6.28-Regressão linear (Modelo I) entre o logaritmo natural da taxa respiratória e o inverso da temperatura.....	126
Fig.6.29-Intensidades luminosas de compensação em função da temperatura e da aclimatização.....	128
Fig.6.30-Intensidades luminosas de compensação em função da temperatura calculadas para algas não aclimatizadas.....	128
Fig.6.31-Produtividade primária líquida em função da intensidade luminosa e da temperatura.....	131
Fig.6.32-Produtividade primária líquida em função da intensidade luminosa e da temperatura.....	132
Fig.6.33-Produtividade primária líquida em função da intensidade luminosa e da temperatura.....	133
Fig.6.34-Produtividade primária líquida em função da intensidade luminosa e da temperatura.....	134
Fig.6.35-Produtividade primária líquida em função da intensidade luminosa e da temperatura.....	135
Fig.6.36-Importância dos diferentes processos à intensidade luminosa ótima (I _{opt}): Fotossíntese, respiração e exsudação em função da temperatura, calculada para algas provenientes dos 4 tipos de aclimatização	137
Fig.6.37-Importância dos diferentes processos à intensidade luminosa ótima (I _{opt}): Fotossíntese, respiração e exsudação em função da temperatura, calculada para algas não aclimatizadas	137
Fig.6.38-Simulação de referência. Variação da densidade de biomassa. Resultados do modelo (linha contínua) e valores observados (quadrados).....	145
Fig.6.39-Simulação de referência. Variação da densidade de biomassa ao longo de vários anos de simulação.....	146
Fig.6.40-Simulação de referência. Variação da densidade de biomassa das quatro classes consideradas.....	148
Fig.6.41-Simulação de referência. Variação da densidade numérica das quatro classes consideradas.....	149
Fig.6.42-Simulação de referência. Produtividade bruta e líquida diárias.....	150
Fig.6.43-Análise de sensibilidade ao coeficiente de extinção da luz (diminuição de 10% relativamente à simulação de referência). Variação da densidade de biomassa ao longo de vários anos de simulação.....	151
Fig.6.44-Análise de sensibilidade ao coeficiente de extinção da luz (diminuição de 10% relativamente à simulação de referência). Variação da densidade de biomassa das quatro classes consideradas.....	152
Fig.6.45-Análise de sensibilidade ao coeficiente de extinção da luz (diminuição de 10% relativamente à simulação de referência). Produtividade bruta e líquida diárias.....	152

Fig.6.46-Análise de sensibilidade ao coeficiente de extinção da luz (aumento de 10% relativamente à simulação de referência). Variação da densidade de biomassa ao longo de vários anos de simulação.....	153
Fig.6.47-Análise de sensibilidade ao coeficiente de extinção da luz (aumento de 10% relativamente à simulação de referência). Variação da densidade de biomassa das quatro classes consideradas.....	154
Fig.6.48-Análise de sensibilidade ao coeficiente de extinção da luz (aumento de 10% relativamente à simulação de referência). Produtividade bruta e líquida diárias.....	154
Fig.6.49-Análise de sensibilidade à biomassa inicial (limite superior do valor médio de Maio de 1990). Variação da densidade de biomassa ao longo de vários anos de simulação.....	157
Fig.6.50-Análise de sensibilidade à biomassa inicial (limite superior do valor médio de Maio de 1990). Variação da densidade de biomassa das quatro classes consideradas.....	157
Fig.6.51-Análise de sensibilidade à biomassa inicial (limite superior do valor médio de Maio de 1990). Produtividade bruta e líquida diárias.....	158
Fig.6.52-Análise de sensibilidade à biomassa inicial (limite inferior do valor médio de Maio de 1990). Variação da densidade de biomassa ao longo de vários anos de simulação.....	159
Fig.6.53-Análise de sensibilidade à biomassa inicial (limite inferior do valor médio de Maio de 1990). Variação da densidade de biomassa das quatro classes consideradas.....	160
Fig.6.54-Análise de sensibilidade à biomassa inicial (limite inferior do valor médio de Maio de 1990). Produtividade bruta e líquida diárias.....	160
Fig.6.55-Análise de sensibilidade ao tempo de desenvolvimento da fotoinibição. Variação da densidade de biomassa ao longo de vários anos de simulação.....	161
Fig.6.56-Análise de sensibilidade ao tempo de desenvolvimento da fotoinibição. Variação da densidade de biomassa das quatro classes consideradas.....	162
Fig.6.57-Análise de sensibilidade ao tempo de desenvolvimento da fotoinibição. Produtividade bruta e líquida diárias.....	163
Fig.6.58-Curvas de produtividade bruta <i>versus</i> intensidade luminosa.....	164
Fig.6.59-Análise de sensibilidade ao tempo de resposta da fotossíntese à intensidade luminosa. Variação da densidade de biomassa ao longo de vários anos de simulação.....	165
Fig.6.60-Análise de sensibilidade ao tempo de resposta da fotossíntese à intensidade luminosa. Variação da densidade de biomassa das quatro classes consideradas.....	165
Fig.6.61-Análise de sensibilidade ao tempo de resposta da fotossíntese à intensidade luminosa. Produtividade bruta e líquida diárias.....	166

Fig.6.62-Densidade de biomassa antes e depois do corte das algas até um comprimento de 3 cm no final de Julho do segundo ano de simulação.	167
Fig.6.63-Densidade de biomassa das quatro classes antes e depois do corte da população até um comprimento de 3 cm no final de Julho do segundo ano de simulação.....	168
Fig.6.64-Densidade de biomassa antes e depois do corte das algas até um comprimento de 3 cm no final de Agosto.....	169
Fig.6.65-Densidade de biomassa das quatro classes antes e depois do corte da população até um comprimento de 3 cm no final de Agosto	170
Fig.6.66-Densidade de biomassa antes e depois do corte das algas até um comprimento de 7 cm no final de Julho.....	171
Fig.6.67-Densidade de biomassa das quatro classes antes e depois do corte da população até um comprimento de 7 cm no final de Julho	171
Fig.6.68-Densidade de biomassa antes e depois do corte das algas até um comprimento de 7 cm no final de Agosto.....	172
Fig.6.69-Densidade de biomassa das quatro classes antes e depois do corte da população até um comprimento de 7 cm no final de Agosto	173

ÍNDICE DE TABELAS

Tabela 3.01-Algumas expressões utilizadas para descrever a produtividade em função da intensidade luminosa.....	18
Tabela 5.01-Comparação de superfícies de resposta.....	54
Tabela 5.02-Principais equações do modelo.....	61
Tabela 6.01-Produtividade líquida, mortalidade e remoção de biomassa por quebra das frondes.....	99
Tabela 6.02-Resultados das medições de produtividade líquida (PL) e taxas respiratórias (R) obtidos através de incubações realizadas no mar a 9 m de profundidade e respectivos limites de confiança (nível de significância de 95%).....	104
Tabela 6.03-Análise de variância ("Two-way" sem replicação) para testar o efeito da temperatura e da aclimatização no declive inicial das curvas P-I	106
Tabela 6.04-Análise de variância ("Two-way" sem replicação) para testar o efeito da temperatura e da aclimatização na intensidade luminosa ótima das curvas P-I.....	106
Tabela 6.05-Teste <i>F</i> para comparar o ajuste obtido pelo modelo de produtividade (eq. 5.42) a todos os pontos experimentais (Fig. 6.20) e os ajustes obtidos pelo mesmo modelo a cada dos conjuntos de pontos obtidos com algas aclimatizadas conforme descrito	120
Tabela 6.06-Teste <i>F</i> para comparar o ajuste obtido pelo modelo de produtividade (eq. 5.42) a todos os pontos experimentais (Fig. 6.20) e os ajustes obtidos com o mesmo modelo aos pontos correspondentes às aclimações de Inverno e de Verão	121
Tabela 6.07-Teste <i>F</i> para comparar o ajuste obtido pelo modelo de produtividade (eq. 5.42) a todos os pontos experimentais (Fig. 6.20) e os ajustes obtidos com o mesmo modelo aos pontos correspondentes às aclimações à profundidade de 13 e 9 m	121
Tabela 6.08-Análise de variância (Modelo I, dois efeitos, com replicação) para testar o efeito da aclimatização, da temperatura e o efeito sinérgico dos dois parâmetros na taxa respiratória	122
Tabela 6.09-Análise de variância (comparações planeadas) para testar o efeito das aclimações a condições de Inverno e a condições de Verão (simuladas) na taxa respiratória	122
Tabela 6.10-Análise de variância (comparações planeadas) para testar o efeito da profundidade simulada (9 ou 13 m) na taxa respiratória	123
Tabela 6.11-Resultados do teste de Newman-Keuls para comparar os valores médios das taxas respiratórias obtidas com algas aclimatizadas	123
Tabela 6.12-Eficiência fotossintética em mmolC mol ⁻¹ de fótons para cada das temperaturas e pré-tratamentos testados.....	138

Tabela 6.13-Simulação de referência. Condições iniciais das variáveis e constantes empregues no modelo.....	143
Tabela 6.14-Resultados da simulação de referência. PPB e PPL - Produtividade primária bruta e líquida, respectivamente; MOP - Matéria orgânica particulada resultante da quebra das frondes; MOD - Matéria orgânica dissolvida (exsudação) e R - Respiração.	146
Tabela 6.15-Análise de sensibilidade à biomassa inicial (limite superior do valor médio de Maio de 1990). Condições iniciais de biomassa e densidade.	156
Tabela 6.16-Análise de sensibilidade à biomassa inicial (limite inferior do valor médio de Maio de 1990). Condições iniciais de biomassa e densidade.	159

PREFÁCIO

Utilizaram-se neste estudo diversos computadores IBM compatíveis e periféricos para processamento de dados, de texto e de figuras. Devido à utilização de diferentes meios informáticos, e de diversas dificuldades associadas com o processamento e impressão, optou-se pela utilização do ponto como separador decimal.

Desenvolveram-se todos os esforços para assegurar a correção integral dos dados, figuras e texto, sendo as deficiências que permanecem da exclusiva responsabilidade do autor.

1 - INTRODUÇÃO

A produção primária global das macroalgas bentónicas foi estimada em cerca de 10% da produção fitoplancónica, embora as macroalgas ocupem pouco mais de 0.1% da área disponível para o fitoplâncton (Kremer, 1981). Estes valores demonstram a importância dos ecossistemas costeiros na produtividade primária e nos balanços globais de carbono, uma das principais áreas de investigação da actualidade, devido à crescente preocupação com o efeito de estufa e alterações climáticas.

O consumo directo de macroalgas por organismos herbívoros não é geralmente a principal forma de transferência da sua energia para outros níveis tróficos, sendo mais importante a sua contribuição em termos de matéria orgânica dissolvida (MOD) e matéria orgânica particulada (MOP) (Mann, 1973).

Há já muito que o homem utiliza as macroalgas na alimentação, na agricultura, na medicina, na cosmética, etc.(Oliveira, 1990; Pateira, 1990). Em Portugal a apanha de algas é uma actividade que remonta ao século XII (Veiga de Oliveira *et al.*, 1975), quando as algas arribadas à costa eram recolhidas e vendidas para serem utilizadas como fertilizante.

Santos & Duarte (1991) sintetizaram a informação existente sobre a apanha de algas em Portugal. A apanha industrial de algas no nosso país para a produção de agar teve início a seguir à II Grande Guerra. As espécies *Gelidium sesquipedale* no litoral continental e *Pterocladia capillacea* nos Açores têm sido exploradas para a extracção de agar de alta qualidade. No início dos anos 40 esta actividade limitava-se à recolha das algas arribadas à costa que eram exportadas na sua totalidade. A extracção de agar em Portugal teve início em 1947. Somente em 1964 é que foi estabelecida a primeira legislação sobre a exploração de algas. Em 1967 foi regulamentada a apanha de algas por mergulhadores. Desde então tem vindo a crescer a preocupação dos apanhadores e

Introdução

dos industriais da indústria do agar pela possibilidade de sobreexploração dos recursos existentes.

A utilização das algas aumentou consideravelmente a partir de meados do século XX tendo como consequência um aumento da investigação aplicada, principalmente nas áreas da produção de ficocolóides, do cultivo de algas e da indústria alimentar (Magne, 1993). Dada a importância das macroalgas pela função que desempenham nos ecossistemas marinhos e pelo valor económico de algumas espécies, é importante a realização de estudos que permitam aprofundar os conhecimentos existentes sobre as mesmas. É necessário quantificar a sua produtividade de modo a que seja possível avaliar a sua importância na produção primária dos ecossistemas costeiros e a intensidade com que as espécies de interesse comercial podem ser exploradas. A utilização de modelos matemáticos pode tornar possível a quantificação dos processos relacionados com a produção de biomassa e a optimização de estratégias de exploração.

2 - OBJECTIVOS DO TRABALHO

Este trabalho teve como objectivo principal a aquisição de conhecimentos sobre a ecologia da alga agarófita *G. sesquipedale* e a sua síntese num modelo matemático para simulação da estrutura demográfica, variação de biomassa, cálculo de produção e simulação de exploração da espécie. Para atingir os objectivos referidos foi necessário sintetizar a informação científica existente sobre o *G. sesquipedale* e realizar colheitas e ensaios laboratoriais de modo a responder às seguintes perguntas:

- i- Quais as relações quantitativas entre a intensidade luminosa e a temperatura e a produtividade e taxas respiratórias do *G. sesquipedale*?
- ii- De que modo é que as referidas relações variam em função das adaptações sazonais da espécie?

A conceptualização do modelo implicou a realização de algum trabalho teórico com o objectivo de desenvolver uma função matemática que exprimisse a produtividade em função da intensidade luminosa e da temperatura. A implementação do modelo passou pelo desenvolvimento de programas de computador.

Depois de implementado, o modelo foi utilizado para responder às seguintes questões:

- iii - Qual a importância dos diferentes processos fisiológicos (fotossíntese, respiração e exsudação) e demográficos (mortalidade e remoção de biomassa por quebra das frondes) na variação de biomassa e produtividade da espécie?
- iv - Qual o tempo de recuperação de uma população de *G. sesquipedale* sujeita a diferentes estratégias de exploração (diferentes alturas de corte das frondes e períodos em que são efectuados)?

Objectivos

Os objectivos deste estudo incluíram ainda a realização de análises de sensibilidade do modelo a diferentes condições de modo a se poder determinar quais as funções forçadoras que é necessário conhecer com maior precisão e quais algumas das linhas de investigação futura mais importantes.

3 - ESTADO ACTUAL DOS CONHECIMENTOS

3.1- Biologia e ecologia do *Gelidium sesquipedale*

A importância económica das algas do género *Gelidium* como matéria prima para a produção de agar de alta qualidade motivou a realização de muitos estudos sobre vários aspectos da sua biologia e ecologia. Santelices (1988) apresenta uma excelente revisão sobre o assunto. Em 1990 realizou-se um "Workshop" no país vizinho dedicado a este tema. Os vários trabalhos apresentados foram editados por Juanes *et al.* (1991). Apesar dos inúmeros estudos realizados, não existe muita informação quantitativa sobre os processos metabólicos daquelas espécies. Até ao presente não foi efectuado nenhum balanço energético e não é muito claro o seu papel na produção primária dos ecossistemas costeiros.

A necessidade de quantificar os processos metabólicos destas algas justifica-se não só pelo seu valor económico e necessidade de gerir correctamente a sua exploração, como também pela sua importância nas cadeias tróficas costeiras onde podem ser o produtor primário dominante em zonas de elevado hidrodinamismo (Santelices, 1991).

A espécie *G. sesquipedale* (Clem.) Born. *et* Thur. ocorre ao longo das costas nordeste do Atlântico, desde o Senegal até ao Sul da Inglaterra (Dixon & Irvine, 1977, Lawson & John, 1977). É uma alga predominantemente subtidal, podendo encontrar-se até cerca de 20 m de profundidade. A existência de povoamentos de *G. sesquipedale* ao longo da costa portuguesa encontra-se relativamente bem documentada, quer por estudos efectuados anteriormente (Palminha *et al.*, 1982, 1985), quer por diversos relatórios da Direcção Geral das Pescas sobre as estatísticas da apanha de *Gelidium* e

Estado actual dos conhecimentos

por avaliações das biomassas existentes nas zonas de apanha efectuadas pelo IPIMAR Oliveira (1992).

As frondes desta espécie desenvolvem-se na vertical a partir de um sistema rizóidal incrustado (Dixon, 1958; Santelices, 1988) tendendo a ramificar-se à medida que crescem (Fig. 5.02) e formando densos aglomerados. Podem atingir cerca de 45 cm de comprimento. A secção do eixo principal e respectivas ramificações é elíptica. É difícil distinguir frondes individuais por muitas serem clones originados a partir do mesmo sistema de rizóides incrustados (Salinas, 1991).

As espécies do género *Gelidium* caracterizam-se por um ciclo reprodutor trifásico do tipo *Polysiphonia*, com tetraesporófitos e gametófitos isomórficos. O carposporófito desenvolve-se sobre o gametófito feminino (Dixon, 1973). A reprodução vegetativa é mais importante do que a reprodução por esporos e gâmetas (Salinas, 1976; Santelices, 1988). Este facto foi confirmado para o *G. sesquipedale* através de experiências de colonização de substratos artificiais (Santos, 1993b). A capacidade de frondes previamente arrancadas do substrato se voltarem a fixar e a reproduzir vegetativamente foi verificada por Salinas (1991).

Durante o Outono podem ocorrer ao longo da costa arribações de grandes quantidades de *Gelidium*. A maior parte da massa das arribações é constituída por frondes cortadas e só uma pequena proporção corresponde a frondes arrancadas apresentando o disco basal de fixação (Salinas, 1976). O corte das algas não parece afectar o seu crescimento. O arranque das plantas para fins industriais deve ser desencorajado já que implica a destruição do rizóide a partir do qual se produzem continuamente novas frondes (Salinas, 1976).

A biologia populacional desta espécie foi tema de vários trabalhos recentes (Santos, 1993a, 1993b, 1993c, 1994). Este autor estudou a população de *G. sesquipedale* do Cabo Espichel (Sesimbra) e do seu trabalho resultaram conclusões importantes sobre a distribuição espacial dos povoamentos da espécie e sobre a sua dinâmica populacional. Das referidas conclusões podem destacar-se as seguintes:

- O desenvolvimento de frondes de *G. sesquipedale* é favorecido por uma elevada inclinação do substrato rochoso e por uma reduzida taxa de sedimentação;
- A quebra das frondes devida ao hidrodinamismo é um factor muito importante na dinâmica populacional da espécie;
- O crescimento é sazonal, ocorrendo principalmente durante a Primavera e Verão;
- A competição intraespecífica mantém-se a níveis muito baixos devido às perturbações provocadas por agravamentos repentinos do estado do mar que afectam principalmente as frondes de maiores dimensões.

Observações realizadas pelo autor do presente estudo em vários pontos da costa revelam a ausência total da espécie estudada em locais de grande sedimentação. A elevada frequência com que algumas zonas rochosas são cobertas por areia não permite o estabelecimento de populações de *G. sesquipedale*, dadas as suas reduzidas taxas de colonização e crescimento ($9 - 10 \text{ cm ano}^{-1}$) (Santelices, 1988; Santos, 1993b).

A importância da luz, da temperatura e de alguns nutrientes no crescimento de algas do género *Gelidium* foi estudada por vários autores. MacIer & Zupan (1991) sintetizaram a informação existente, permitindo concluir que em termos quantitativos existem poucos estudos de aplicação genérica. Sabe-se no entanto que as algas deste género são capazes de se aclimatizarem a diferentes regimes de intensidade luminosa e fotoperíodos e que as intensidades luminosas de saturação e inibição da fotossíntese são em geral relativamente baixas ($< 400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ de fotões). A temperatura

Estado actual dos conhecimentos

encontra-se positivamente correlacionada com o crescimento, dentro da gama de valores geralmente observados em condições naturais (5-25°C). Existe um efeito sinérgico entre intensidade luminosa e temperatura na fotossíntese. A temperaturas mais elevadas conseguem-se taxas fotossintéticas mais elevadas à mesma intensidade luminosa (Torres *et al.*, 1991). Algumas das espécies estudadas têm capacidade para acumular nutrientes através da síntese de ficobilinas que podem ser utilizadas como fontes de azoto quando as concentrações na água são baixas (Fredriksen & Rueness, 1989). Quando à utilização de carbono inorgânico, algumas espécies preferem CO₂, outras parecem preferir HCO₃⁻ (Kremer, 1981). Esta diferença é muito importante pois pode determinar se a produtividade se encontra ou não limitada pela abundância de carbono inorgânico. As espécies que assimilam HCO₃⁻ dificilmente sofrem este tipo de limitação pois as quantidades deste ião presentes na água do mar são em geral muito elevadas (Kremer, 1991) .

Quanto ao *G. sesquipedale*, não existe na bibliografia informação que permita avaliar em que medida o seu crescimento é ou não limitado por nutrientes, nem que permita descrever de forma rigorosa as relações entre a produtividade e os diferentes factores fisico-químicos de que depende. A descrição quantitativa destas dependências é complicada pelo facto de não se tratarem de relações estáticas. À medida que as algas se aclimatizam às condições ambientais características das diferentes estações do ano a sua sensibilidade à intensidade luminosa e à temperatura variam como resultado de diversos tipos de aclimatização (Davison, 1991; Falkowski, 1991).

3.2 - Produtividade do *G. sesquipedale*

Existem somente três trabalhos em que se efectuaram estimativas da produtividade anual do *G. sesquipedale* (Seoane-Camba, 1969 *fide* Santelices, 1991; Anadón & Fernández, 1986; Duarte & Ferreira, 1993). Foram obtidos valores de produtividade líquida que variaram entre 450 e 600 g(peso seco) m⁻² ano⁻¹ nos dois primeiros trabalhos e entre 263 e 382 g(peso seco) m⁻² ano⁻¹ no último trabalho. As diferenças entre os resultados respeitantes aos trabalhos mais antigos, que foram realizados em Espanha e o mais recente, realizado em Portugal, podem explicar-se pelas diferenças nos valores médios de biomassa, consideravelmente mais baixos no último caso.

A produtividade primária pode ser determinada com recurso a métodos "abertos" que se baseiam nas somas das diferenças de biomassa entre amostragens consecutivas. Os erros associados a estes métodos são bastante grandes e de difícil avaliação, sobretudo devido à dificuldade de quantificar a biomassa produzida e removida no período compreendido entre duas amostragens consecutivas (Murthy *et al.*, 1986). Além disso, só se consegue estimar directamente a produtividade líquida. A determinação da produtividade bruta implica conhecer a quantidade de biomassa perdida através de diferentes processos fisiológicos, tais como a respiração e a exsudação de compostos orgânicos. Uma abordagem possível é obter valores médios para os referidos processos para se estimar a produtividade bruta através da sua soma à produtividade líquida.

Uma forma de estimar a biomassa removida entre amostragens consecutivas é através da marcação, contagem e medição periódica de algas. A biomassa removida pode ser estimada a partir do número de frondes desaparecidas entre dois períodos consecutivos de amostragem e da redução do comprimento das frondes marcadas.

Estado actual dos conhecimentos

Importa salientar que a produtividade líquida é por definição a diferença entre a produtividade bruta (taxa de fixação de matéria orgânica) e a respiração (Odum, 1986). Quanto à taxa de exsudação não é claro na bibliografia existente se deve ou não ser considerada parte da produtividade líquida. No presente trabalho além da taxa respiratória subtraiu-se a taxa de exsudação à produtividade bruta para cálculo da produtividade líquida.

Como alternativa aos métodos "abertos" pode estimar-se a produtividade através de métodos "fechados". Estes métodos consistem na medição das taxas fotossintéticas, respiratórias e de exsudação de algas isoladas em recipientes estanques. As taxas fotossintética e respiratória medem-se através da produção/consumo de oxigénio ou carbono radioactivo (Vollenweider, 1974). A partir das taxas medidas pode calcular-se a variação de biomassa por unidade de tempo ao nível da população. A principal desvantagem destes métodos é o artefacto experimental resultante do isolamento das algas, que pode no entanto ser minimizado através por exemplo, da utilização de um tempo de incubação tão reduzido quanto possível (Dromgoole, 1978; Littler, 1979). Em Duarte (1990) e no capítulo de Material e métodos (cf. - 5.1.4 e 5.2.3) descrevem-se detalhadamente os procedimentos empregues no decorrer do presente trabalho.

As estimativas de produtividade do *G. sesquipedale* acima referidas foram efectuadas com recurso a métodos "abertos" à excepção dos resultados obtidos por Duarte & Ferreira (1993), em que além destes métodos se combinaram medidas das taxas fotossintéticas e respiratórias com a variação da intensidade luminosa e da temperatura num modelo matemático desenvolvido para o efeito (Duarte & Ferreira, 1991).

Os valores de produtividade obtidos com os métodos "abertos" não permitem uma comparação imediata de produtividades medidas em espécies diferentes, dado que a produtividade reportada à área é proporcional à quantidade de biomassa presente no

terreno. Deste modo, para efectuar comparações há que conhecer para cada das espécies a variabilidade da biomassa no período a que se reportam os cálculos e exprimir a produtividade relativamente à biomassa.

A taxa fotossintética medida com os métodos "fechados" pode utilizar-se para comparar a produtividade de espécies diferentes. Buesa (1977) sintetizou resultados obtidos com 91 espécies de macroalgas, medidos sob intensidades luminosas próximas dos valores de saturação da fotossíntese. O valor médio de produtividade líquida das Rodofíceas foi ligeiramente superior a $2 \text{ mg C g}^{-1}(\text{peso seco}) \text{ h}^{-1}$. Este valor é superior aos máximos obtidos para o *G. sesquipedale* em todos os trabalho conhecidos (Torres *et al.*, 1990; Duarte, 1990; Duarte & Ferreira, 1993).

A integração dos métodos "abertos" e "fechados" parece ser a melhor forma de colmatar as insuficiências de ambas as metodologias consideradas separadamente. Esta abordagem tem sido utilizada por alguns autores embora sejam raras as referências na bibliografia (por exemplo: Brinkhuis, 1977; Breton-Provencher, 1979; Smith, 1991; Ferreira & Ramos, 1989; Duarte & Ferreira, 1993). Os métodos "abertos" são indispensáveis para avaliar a biomassa presente no terreno e quando possível a sua taxa de remoção, quer devida ao consumo herbívoro, quer devida à "erosão" provocada pelas ondas e correntes. Os métodos "fechados" são necessários para medir as taxas metabólicas das espécies em estudo. A partir das taxas metabólicas, das taxas de remoção e dos valores iniciais de biomassa podem efectuar-se extrapolações numéricas para calcular valores de produtividade líquida e bruta.

Dado que as taxas metabólicas variam rapidamente em função de vários parâmetros físico-químicos, tais como a intensidade luminosa, a temperatura e as concentrações de nutrientes, importa considerar a variabilidade destes parâmetros e a forma como a mesma influencia a variabilidade dos processos metabólicos. É neste ponto que a

Estado actual dos conhecimentos

modelação matemática surge como a solução natural para o problema. Este facto foi compreendido e descrito na bibliografia há já vários anos (Brinkhuis, 1977), no entanto foi utilizado muito raramente em estimativas de produção de macroalgas.

A descrição adequada da variabilidade das taxas metabólicas ao longo do tempo é indispensável para compreender a variabilidade temporal da biomassa e, em última análise a estrutura demográfica da população. O crescimento das algas resulta do balanço entre os vários processos fisiológicos e de remoção de biomassa.

3.2 - Modelação da produção de macroalgas e a sua aplicação à gestão

Na literatura científica encontram-se inúmeras referências a modelos de produção primária fitoplanctónica. No entanto, e apesar da grande importância das macroalgas na produtividade primária de muitos litorais, são muito poucos os modelos existentes, facto este já referido por Ang (1987). Belyaev *et al.* (1977) propôs um modelo genérico para simular a variação de biomassa de macroalgas.

A modelação de uma população de macroalgas pode ser encarada sob três perspectivas:

- i - Simulação da variação da densidade numérica dos indivíduos da população divididos em classes de tamanho ou diferentes fases reprodutivas (modelos demográficos) (ex: Ang , 1987, 1990; Chapman, 1993; Santos, 1993c);
- ii - Simulação da variação da densidade de biomassa com ou sem cálculo da produtividade primária (ex: Brinkhuis, 1977; Seip *et al.*, 1979; Seip, 1980a e b; Ferreira & Ramos, 1989; Duarte & Ferreira, 1993);
- iii - Simulação conjunta da densidade numérica e da densidade de biomassa (utilizada neste trabalho).

No primeiro caso, os modelos empregues são conhecidos por "Modelos de matrizes de Leslie" pois foram originalmente desenvolvidos por Leslie (1945, 1948). Usher (1966, 1969), descreve a aplicação destes modelos a florestas exploradas industrialmente. Caswell (1986) e Santos (1991) apresentam revisões sobre a sua aplicação para simular a demografia de populações vegetais.

Estes modelos foram utilizados inicialmente para simular o crescimento de populações animais. As populações em estudo eram divididas em grupos etários e as probabilidades de transição entre os diferentes grupos utilizadas para prever o

Estado actual dos conhecimentos

crescimento da população (Poole, 1974). Usher (1966, 1969) utilizou uma abordagem semelhante para simular o crescimento de florestas. No caso das populações de macroalgas a divisão das mesmas em grupos etários é praticamente impossível dadas as dificuldades envolvidas na determinação da idade. Nas macroalgas não existe uma relação clara entre tamanho e idade, pois as frondes podem partir-se e voltar a crescer. Deste modo, a divisão mais frequente baseia-se nas dimensões dos indivíduos (ex: Ang, 1987). A fórmula geral dos modelos de matrizes é a seguinte:

$$An_t = n_{t+1} \quad (3.01)$$

onde n_t é um vector coluna com elementos $n_{t,1}, n_{t,2}...$ que representam o número de indivíduos em cada classe no momento t . Do mesmo modo, n_{t+1} , é um vector coluna cujos elementos representam o número de indivíduos em cada classe no momento $t+1$. A representa a matriz de transições, cujos elementos correspondem à probabilidade de transição entre as classes consideradas no intervalo de tempo de t a $t+1$.

$$\begin{array}{c}
 A \\
 \left| \begin{array}{cccccc}
 a_{1,1} & a_{1,2} & a_{1,3} & a_{1,4} & \dots & a_{1,n} \\
 a_{2,1} & a_{2,2} & a_{2,3} & a_{2,4} & \dots & a_{2,n} \\
 a_{3,1} & a_{3,2} & a_{3,3} & a_{3,4} & \dots & a_{3,n} \\
 a_{4,1} & a_{4,2} & a_{4,3} & a_{4,4} & \dots & a_{4,n} \\
 \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\
 a_{n,1} & a_{n,2} & a_{n,3} & a_{n,4} & \dots & a_{n,n}
 \end{array} \right|
 \end{array}
 \begin{array}{c}
 n_t \\
 \left| \begin{array}{c}
 n_{t,1} \\
 n_{t,2} \\
 n_{t,3} \\
 n_{t,4} \\
 \dots \\
 n_{t,n}
 \end{array} \right|
 \end{array}
 =
 \begin{array}{c}
 n_{t+1} \\
 \left| \begin{array}{c}
 n_{t+1,1} \\
 n_{t+1,2} \\
 n_{t+1,3} \\
 n_{t+1,4} \\
 \dots \\
 n_{t+1,n}
 \end{array} \right|
 \end{array}$$

Os elementos da diagonal principal de A são as probabilidades de permanência na mesma classe. Estes elementos são zero quando as classes são etárias. Todos os elementos acima da diagonal principal correspondem às probabilidades de transição das classes maiores para as classes menores. Os elementos abaixo da diagonal correspondem às probabilidades de transição das classes menores para as classes

maiores. Os elementos da primeira linha têm um componente adicional que corresponde ao número de recrutas com que cada classe contribui (Ang, 1987).

As probabilidades de transição dependem das taxas de crescimento, quebra e recrutamento das diferentes classes. O crescimento é dependente do resultado líquido de uma série de processos fisiológicos de acumulação e consumo de biomassa, extremamente variáveis no tempo. Deste modo, embora úteis, estes modelos são de aplicação bastante restrita a não ser que as probabilidades de transição possam ser expressas em função das variáveis fisiológicas e ambientais de que dependem. Um exemplo da aplicação destes modelos para otimizar a exploração de algas encontra-se em Ang (1987).

Os modelos do segundo tipo tratam a biomassa globalmente, sem discriminar entre diferentes classes de tamanho ou de outra qualquer característica. São frequentemente utilizados para calcular a produtividade primária. As variações de biomassa são expressas em função dos processos fisiológicos e demográficos, que por sua vez são calculados em função de algumas variáveis ambientais.

Estes modelos baseiam-se em balanços de massa expressos através de equações diferenciais e são os de aplicação mais universal em ecologia. Um exemplo de aplicação à gestão de macroalgas encontra-se em Seip (1980a). A expressão 3.02 pode ser utilizada como equação geral da variação de biomassa de uma macroalga.

$$\frac{\partial B}{\partial T} = P - R - F - E - Q - M \quad (3.02)$$

B - Biomassa, T - Tempo, P - Produtividade bruta (biomassa produzida por unidade de tempo), R - Taxa respiratória (biomassa consumida por unidade de tempo), F - Taxa de

Estado actual dos conhecimentos

fotorespiração (biomassa consumida por unidade de tempo), E - Taxa de exsudação (biomassa consumida por unidade de tempo), Q - Taxa de quebra parcial das frondes (biomassa removida por unidade de tempo), M - Mortalidade (biomassa removida por unidade de tempo).

A produtividade bruta resulta da actividade fotossintética e da fixação directa de dióxido de carbono sem interferência da luz (Kremer, 1979, 1981). Nas feofíceas este fenómeno pode corresponder a 50% do total de carbono fixado. De acordo com Kremer (1979, 1981) a sua importância nas rodofíceas e nas clorofíceas é muito pequena constituindo não mais de 3% do carbono total fixado através da fotossíntese.

A fotorespiração consiste no consumo de oxigénio e libertação de dióxido de carbono resultante da biossíntese excessiva de glicolato em plantas expostas à luz (Kremer, 1981; Stryer, 1985). Este fenómeno não tem qualquer relação com a respiração mitocondrial. A enzima Ribulose - 1,5 - difosfato é uma carboxilase e ao mesmo tempo uma oxidase. Como carboxilase é a enzima que assegura a fixação do dióxido de carbono no ciclo de Calvin e a sua incorporação num composto com três átomos de carbono, denominado 3-Fosfoglicerato. A partir deste composto e como resultado das reacções do ciclo de Calvin formam-se os produtos finais da fotossíntese. No entanto, na presença de oxigénio a enzima acima referida pode promover a formação de um composto com dois átomos de carbono denominado glicolato. Este composto é posteriormente oxidado do que não resulta nenhum ganho energético para a planta.

Nas plantas terrestres a fotorespiração é mais importante do que nas algas porque a concentração ambiente de oxigénio é pelo menos uma ordem de grandeza superior. No entanto, nas algas pode também levar a perdas significativas do carbono fixado através da fotossíntese, (Kremer, 1980). Este fenómeno está no entanto pouco estudado e nos balanços energéticos reportados na bibliografia não se encontra quantificado.

A descrição da fotossíntese em função da intensidade luminosa, da temperatura e de outros factores físico-químicos tem sido realizada utilizando para o efeito uma variedade considerável de expressões de carácter essencialmente empírico (Odum, 1983), embora existam algumas funções racionais (ex: Fasham, 1983; Eilers & Peeters, 1988). Em particular a relação entre a produtividade e a intensidade luminosa tem sido objecto de muitos trabalhos. A respiração pode ser descrita em função da temperatura por funções de Arrhenius (Odum, 1983). A exsudação, mortalidade e quebra das frondes podem exprimir-se através de proporções da biomassa produzida ou presente no terreno.

A dependência entre a produtividade primária e a intensidade luminosa é descrita por funções do tipo hiperbólico. A intensidades luminosas baixas a relação entre os dois parâmetros é praticamente linear até um ponto em que a produtividade cessa de aumentar. A intensidades luminosas muito elevadas pode ocorrer inibição da fotossíntese, pelo que a curva de produtividade tende a apresentar um declive negativo (Steele, 1962). Esta relação encontra-se esquematicamente representada na Fig. 3.01. Na Tabela 3.01 apresentam-se algumas das equações utilizadas. Na primeira assume-se uma relação linear entre a produtividade e a intensidade luminosa até um valor óptimo, a partir do qual a produtividade é máxima e constante. Na segunda e terceira assume-se a existência de uma intensidade luminosa óptima a partir da qual a luz inibe a fotossíntese.

Existem alguns parâmetros que são comuns a quase todas as expressões que descrevem a produtividade em função da intensidade luminosa ou que podem ser derivados das mesmas, nomeadamente, o declive inicial (S) das curvas P versus I (ou rendimento quântico), a intensidade luminosa óptima (I_{opt}) e a produtividade máxima (P_{max}) (Fig. 3.01). A escolha de modelos diferentes leva frequentemente a estimativas diferentes dos parâmetros das curvas $P-I$ (Frenette *et al.*, 1993). Uma descrição detalhada dos

Estado actual dos conhecimentos

modelos existentes encontra-se em Jassby & Platt (1976), Iwakuma & Yasuno (1983), Odum (1983) e Parsons *et al.* (1984).

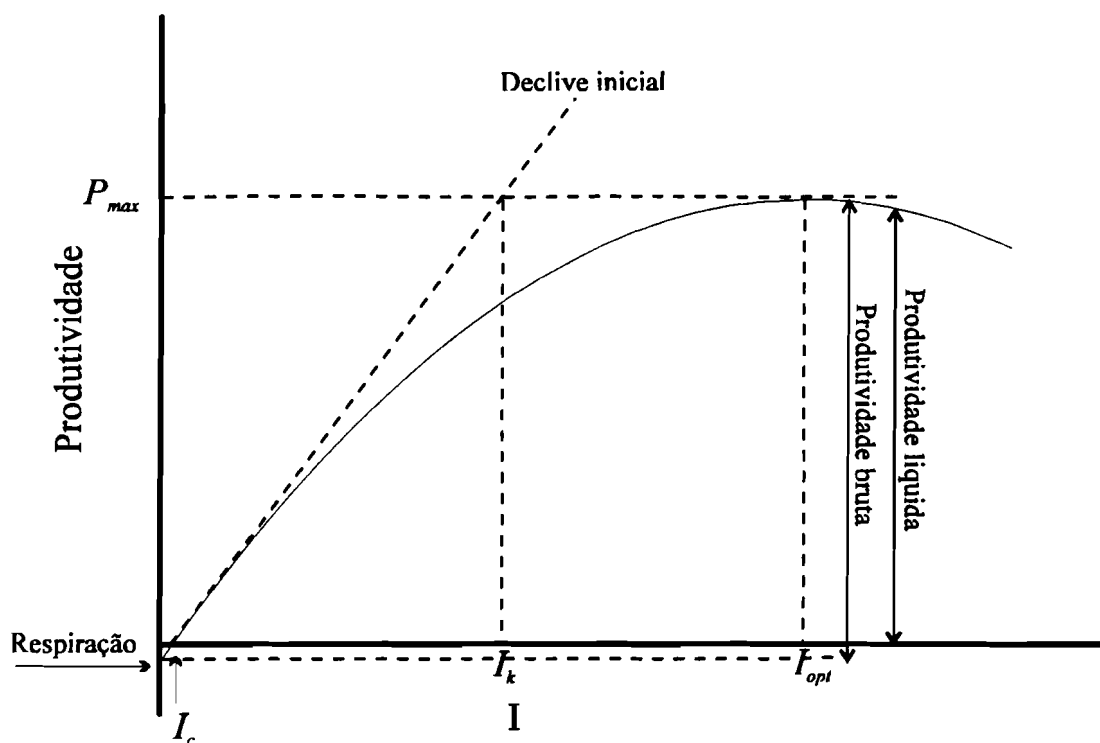


Fig. 3.01 - Forma típica e parâmetros característicos de uma curva de produtividade *versus* intensidade luminosa. P_{max} - produtividade máxima, I_c - intensidade luminosa de compensação, I_k - intensidade luminosa correspondente à intersecção do declive inicial com o nível de produtividade correspondente a P_{max} , I_{opt} - intensidade luminosa óptima (Adaptado de Parsons *et al.*, 1984).

Tabela 3.01 - Algumas expressões utilizadas para descrever a produtividade em função da intensidade luminosa. I - Intensidade luminosa, I_{opt} - Intensidade luminosa óptima, P_{max} - Produtividade máxima, a , b e c - parâmetros de ajuste cujo significado é explicado no capítulo de Material e métodos (cf. - 5.3.1.1).

Autor	Equação	Tipo
Blackman (1919) <i>fide</i> Odum (1983)	$\begin{aligned} \text{Se } I < I_{opt} \quad P &= kl \\ \text{Se } I \geq I_{opt} \quad P &= P_{max} \end{aligned}$	Empírica
Steele (1965)	$P = P_{max} \frac{I}{I_{opt}} e^{(1 - I/I_{opt})}$	Empírica
Eilers & Peeters (1988)	$P = \frac{I}{aI^2 + bI + c}$	Racional

Alguns autores têm desenvolvido funções empíricas de produtividade primária através da combinação do efeito de vários factores ambientais tais como a intensidade luminosa, a temperatura e a concentração de nutrientes (por exemplo: Keller, 1989). Nestes casos P_{max} é geralmente expresso como função da temperatura ou outro parâmetro e/ou multiplicam-se factores de limitação pela função da intensidade luminosa (Cloern, 1977; Keller, 1989; Fasham *et al.*, 1990).

Os modelos do terceiro tipo sintetizam as vantagens dos primeiros e dos segundos e constituem a evolução natural no desenvolvimento da modelação de populações de macroalgas, embora até ao presente não se encontrem descritos na bibliografia. Vários processos que influenciam a produção e perda de biomassa podem estar relacionados com a estrutura demográfica da população.

Conforme Usher (1966) referiu, para se obter uma produção sustentada tem que se determinar as proporções das diferentes classes de tamanho e a taxa a que são substituídas pelas classes de menores dimensões à medida que são removidas da população. Tratar a biomassa globalmente, sem discriminação de classes não permite obter nenhuma informação sobre a parte da população que pode efectivamente ser explorada.

A utilização de modelos matemáticos pode ser um auxiliar importante na gestão de recursos algológicos. No entanto, conforme acima referido, existem muito poucos modelos para simular o crescimento de populações de macroalgas. No caso do *G. sesquipedale* ainda não se aplicou nenhum modelo à sua gestão. O desenvolvimento de modelos complexos, que abranjam muitas espécies e possam simular adequadamente os diferentes processos produtivos dos ecossistemas litorais depende da existência de modelos calibrados com as espécies mais representativas.

3.4 - Importância económica e gestão do *G. sesquipedale*

Em Portugal existem organismos e legislação próprios para a gestão de recursos marinhos (Direcção Geral das Pescas). Desde que foi legislada a apanha de algas por mergulhadores equipados com escafandro semi-autónomo em 1967, o número de barcos e mergulhadores por barco tem sido regulamentado, bem como o início e fim da época de apanha.

Normalmente, a safra inicia-se no final de Julho e prolonga-se até ao final do ano. Os mergulhadores trabalham até oito horas por dia. Só podem apanhar algas até 12 m de profundidade. As algas são arrancadas do substrato e guardadas num saco que transportam à cintura e que é içado para o barco e substituído quando se encontra cheio. Numa época normal de apanha podem realizar até 50 dias de trabalho. O estado do mar não permite geralmente a realização de mais mergulhos. Um apanhador experiente pode recolher até duas toneladas (peso fresco) de algas por dia. Os responsáveis pelas embarcações são obrigados a preencher documentos em que indicam para cada dia de trabalho a quantidade de algas recolhidas por mergulhador e por local de colheita. Esta informação é muito útil para se conseguir avaliar os "stocks" e o seu decaimento ao longo da época de apanha. No entanto, é ainda pouco o conhecimento científico sobre as espécies exploradas.

Em Portugal chegaram a existir quatro fábricas que se dedicavam à extracção do agar que era exportado principalmente para a Alemanha Federal, a Espanha, a Itália, o Japão e a então União Soviética. O valor total das exportações chegou a atingir cerca de 700000 contos. A produção e exportação de agar de *G. sesquipedale* e *P. capillacea* atingiu o seu auge no início dos anos 70, a seguir à regulamentação da apanha por mergulhadores (Santos & Duarte, 1991). Nessa altura o total de agar exportado e produzido chegou a ultrapassar as 1600 toneladas por ano. Nos anos seguintes houve

uma diminuição importante, devida provavelmente a sobreexploração, seguida de alguma recuperação durante a década de 80 (Santos & Duarte, 1991). O preço do agar pode oscilar entre aproximadamente 1500 e 6000 escudos por kg conforme o seu grau de pureza (Santos, 1993).

Em Espanha e Marrocos a apanha de *Gelidium* tem uma história algo semelhante à portuguesa, embora no país vizinho a maior parte das algas sejam recolhidas nas arribações que ocorrem no Outono e início do Inverno. Por esta razão o risco de sobreexploração em Espanha é menor do que em Portugal, embora a qualidade da matéria-prima assim recolhida seja geralmente inferior (Santos, 1993).

Nos anos 90 devido às crises económicas mundiais e ao elevado preço do agar de *Gelidium* e *Pterocladia* a indústria extractora entrou em crise (Lemos, *com. pers.*). O agar de *Gracilaria*, cultivada em muitos países asiáticos, tem vindo a ser cada vez mais utilizado apesar da sua qualidade inferior. Actualmente, das três fábricas que existiam em Portugal na década de 80 só uma continua a laborar. Em Espanha e Marrocos também se tem assistido ao encerramento de muitas das fábricas existentes (Santos *et al.*, 1993).

O futuro desta actividade é algo incerto e passa necessariamente por uma gestão com bases científicas. O início e final das épocas de apanha, bem como a técnica e intensidade da apanha têm que ser determinados de modo a otimizar o rendimento e a minimizar o impacte nas populações de algas exploradas (Santos & Duarte, 1991). A avaliação dos "stocks" de algas nos países em que são apanhadas é importante mas não é suficiente para a sua gestão. É necessário estudar a biologia e ecologia das espécies exploradas, em particular as relações dos processos demográficos e da produtividade com os factores ambientais de que dependem.

Estado actual dos conhecimentos

Provavelmente a apanha de algas dos géneros *Gelidium* e *Pterocladia* nunca poderá suportar uma grande indústria, mas poderá fornecer matéria-prima para suportar a existência de pequenas e médias indústrias. Na verdade, mesmo no seu auge a apanha destas algas nunca foi suficiente para que a capacidade extractiva da indústria existente em Portugal e em Espanha fosse explorada ao máximo (Santos & Duarte, 1991). O cultivo poderá também constituir uma alternativa ou pelo menos um complemento à exploração dos "stocks" selvagens, embora ainda não tenha passado da fase experimental (Fei & Huang, 1991; Melo, 1991, 1992). Embora o agar de *Gracilaria* seja mais barato, o agar de *Gelidium* e *Pterocladia* continua a ser procurado para a produção de agar bacteriológico e agarose (Santos, 1993).

4 - LOCAL DE ESTUDO

O local de colheita de amostras situa-se no lado Norte do Cabo Espichel (Fig. 4.01), uma das principais áreas de apanha de *G. sesquipedale* (Santos & Duarte, 1991).

O Cabo Espichel situa-se na costa ocidental portuguesa (Fig. 4.01) a leste da vila de Sesimbra. Tal como a generalidade da costa ocidental, encontra-se exposto aos ventos dominantes do quadrante Noroeste, pelo que o mar se encontra geralmente agitado com ondas que podem atingir alturas superiores a 5 metros.

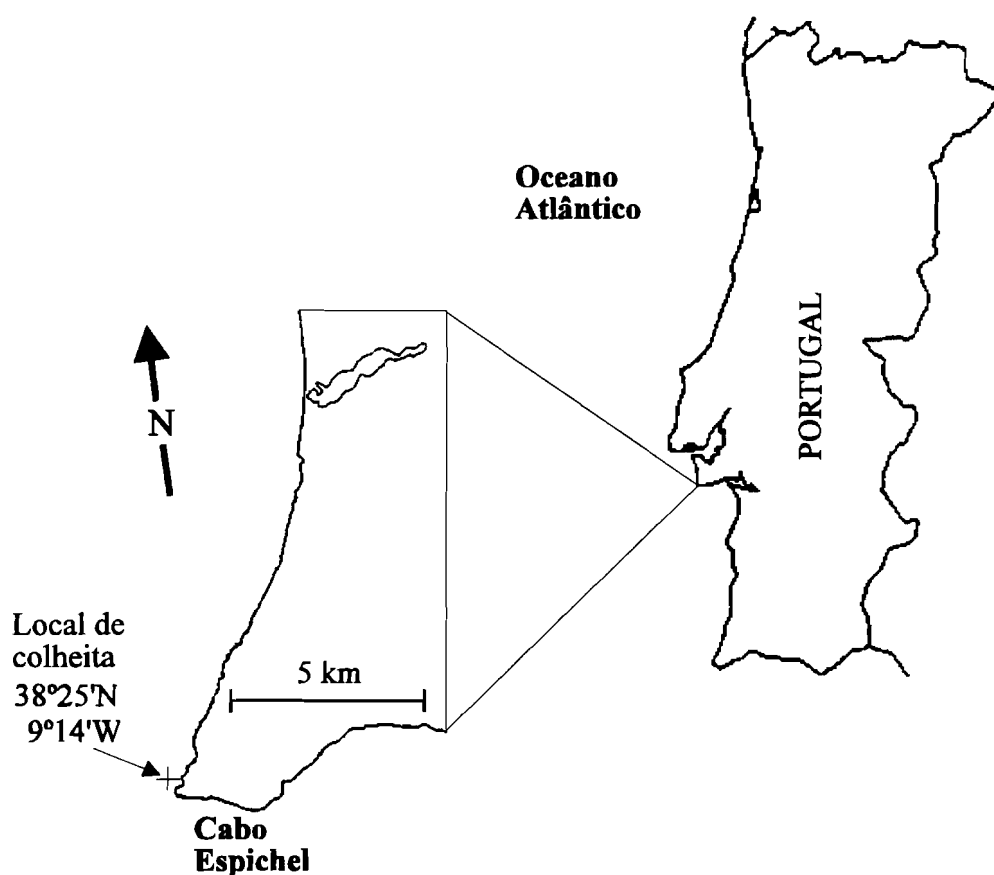


Fig. 4.02 - Localização do local de colheita das amostras.

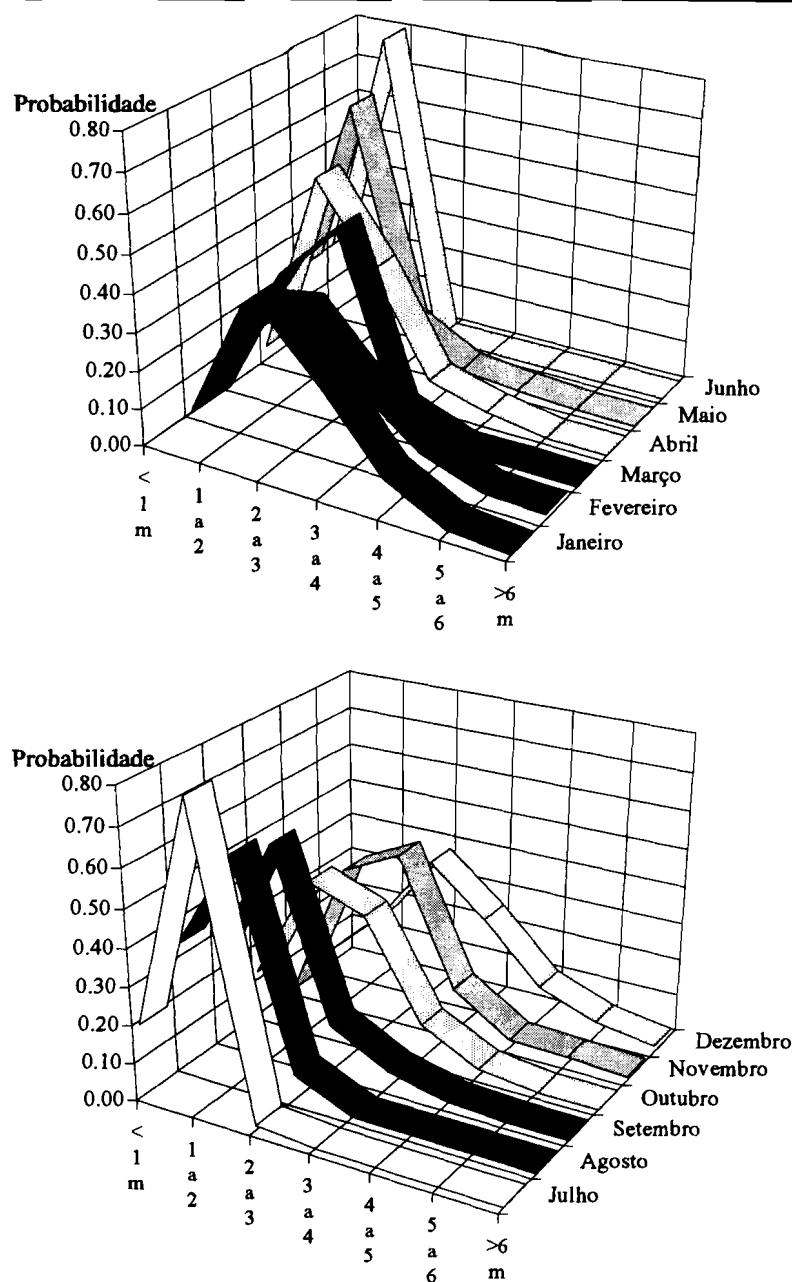


Fig. 4.02 - Alturas da ondulação e respectivas probabilidades. Valores médios calculados para os anos de 1987 a 1989 pelo modelo MAR 211.

Na Fig. 4.02 apresentam-se as alturas da ondulação e respectivas probabilidades de ocorrência ao largo do Cabo Espichel. Os valores foram obtidos pelo modelo MAR 211 (Pires & Rodrigues, 1988). A frequência dos dias de mar calmo aumenta com a proximidade do Verão voltando a diminuir com a chegada do Outono. Durante o Verão a ondulação raramente ultrapassa os 2 m de altura, ao passo que durante o Inverno ultrapassa frequentemente os 3 e mesmo os 4 metros.

A variação da temperatura da água do mar à superfície apresenta-se na Fig. 4.03. A temperatura varia entre 14°C no Inverno e 19°C no Verão.

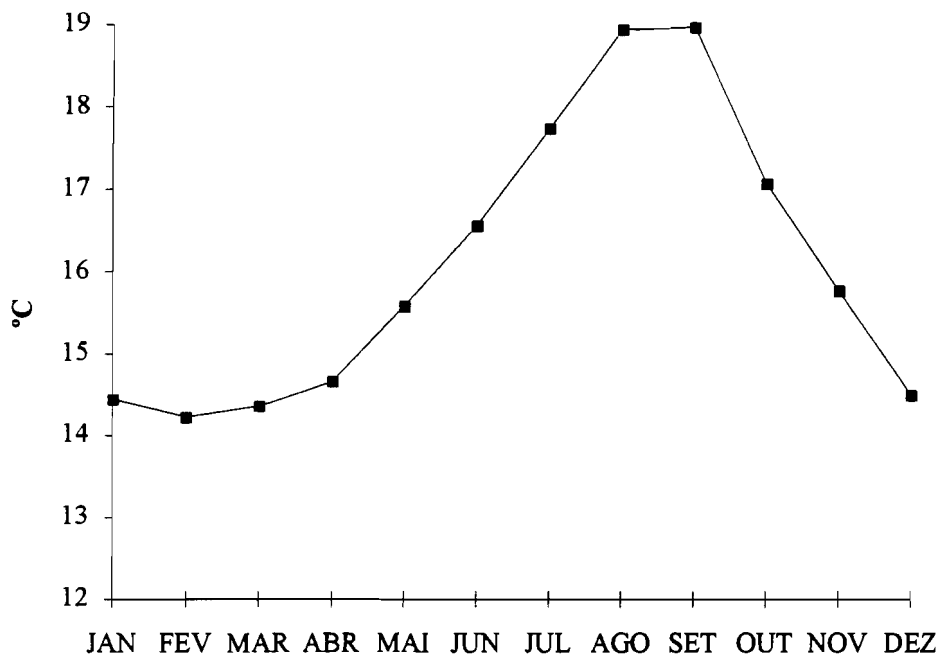


Fig. 4.03 - Temperaturas médias à superfície em Sesimbra (anos de 1990 e 1991).

A transparência da água é muito variável, sendo geralmente superior nos dias de mar calmo que possibilitam a deposição da matéria particulada, constituída por sedimentos e detritos animais e vegetais. Medições efectuadas com disco de Secchi ao longo de quase dois anos levaram à obtenção de valores de transparência entre 4 e 14 m, correspondendo a um coeficiente de extinção da luz entre aproximadamente 0.40 e 0.12 m^{-1} (Parsons *et al.*, 1984). Em função destes valores a profundidade limite da zona fótica deverá variar entre aproximadamente 11 e 38 m, se se assumir que o referido limite corresponde à profundidade de penetração de 1% da radiação à superfície (Parsons *et al.*, 1984).

No lado Norte do Espichel o fundo encontra-se coberto por estratos rochosos paralelos entre si e orientados segundo a direcção WSW-ENE. Entre os estratos o fundo é coberto de areia e algumas rochas. As superfícies rochosas encontram-se cobertas por

Local de estudo

algas calcáreas incrustantes, por *Asparagopsis armata*, *Dyctiota dichotoma*, *G. sesquipedale* e *Plocamium coccineum*.

5 - MATERIAL E MÉTODOS

O presente estudo pode dividir-se nas quatro seguintes componentes:

- (i) Amostragem e tratamento de informação relativa à biomassa, estrutura populacional e composição química - teores em azoto, carbono, fósforo e pigmentos - do *Gelidium sesquipedale* do Cabo Espichel;
- (ii) Trabalho experimental, com vista à determinação de relações quantitativas entre a produtividade, eficiência fotossintética, respiração e exsudação e alguns factores físicos e, da importância das aclimatizações sazonais da espécie em estudo nas referidas relações;
- (iii) Conceptualização de um modelo de produção primária com base em (i) e (ii) e em informação sobre a biologia populacional da espécie obtida neste estudo e em trabalho anterior (Santos, 1993a);
- (iv) Implementação do modelo segundo uma metodologia de programação orientada por objectos.

Neste capítulo descreve-se a metodologia empregue em cada uma destas componentes pela ordem apresentada. Como resultado das sinergias entre as diferentes partes do trabalho a descrição de cada uma será geralmente acompanhada de referências a algumas das outras.

Material e métodos

5.1 - Amostragem

Entre Maio de 1990 e Outubro de 1991 realizou-se uma série de campanhas mensais de amostragem de vários parâmetros físico-químicos e biológicos no Cabo Espichel (38°25'N, 9°14'E) (Fig. 4.01), excepto quando o estado do mar o não permitiu. Durante as referidas campanhas foram efectuadas colheitas de água para análise de nutrientes, medições de temperatura e turbidez e recolha subtidal de algas. Efectuaram-se marcações de algas da espécie *G. sesquipedale* para determinação de mortalidade e taxa de crescimento e realizaram-se medições da sua produtividade e taxas respiratórias.

Todo o trabalho foi efectuado a partir de uma embarcação pneumática equipada com motor fora de bordo. As colheitas de algas foram realizadas em mergulho com escafandro autónomo.

5.1.1 - Parâmetros físico-químicos

Durante as campanhas de amostragem recolheram-se amostras de água à superfície e junto ao fundo com uma garrafa Van-Dorn de 3 l de capacidade (profundidade oscilando entre os 9 e os 12 metros, conforme a situação de maré) para doseamento de azoto amoniacal, nitrito, nitrato e fosfato. As amostras eram congeladas em neve carbónica imediatamente após a colheita. Posteriormente foram analisadas de acordo com os seguintes métodos colorimétricos:

- Azoto amoniacal (N-NH_4^+): Koroleff *in* Grasshof, 1983;
- Nitratos (N-NO_3^{2-}): Wood *et al. in* Strickland & Parsons, 1972;
- Nitritos (N-NO_2^-): Bendsschneider & Robinson *in* Strickland & Parsons, 1972.
- Fosfatos (P-PO_4^-): Murphy & Riley *in* Strickland & Parsons, 1972.

A temperatura da água foi medida à superfície e junto ao fundo com um termómetro de inversão. A transparência foi medida com um disco de Secchi. A intensidade luminosa à superfície e até uma profundidade de 3 m foi medida com um sensor quântico esférico (LI - 193SB).

Utilizaram-se dados cedidos pelo Instituto Nacional de Meteorologia e Geofísica e pelo Instituto Geofísico Infante D. Luís, para complementar as medições efectuadas de intensidade luminosa e temperatura.

5.1.2 - Biomassa e estrutura populacional

Para a determinação da densidade de biomassa do *G. sesquipedale* recolheram-se amostras por raspagem integral da superfície rochosa contida em 5 quadrados de 40 cm de lado. O número de quadrados e a sua área foram previamente estudados por Santos (com. pess.) de modo a otimizar a precisão da amostragem em função do tempo de mergulho. As algas removidas em cada amostra eram guardadas em sacos de rede devidamente etiquetados. A profundidade a que se realizaram as colheitas oscilou entre os 8 e os 12 m devido ao acidentado do fundo. Todo o material recolhido foi conservado congelado até à sua análise.

No laboratório, após descongelar as amostras, procedia-se à triagem do material, separando as epífitas e fauna acompanhante das frondes de *G. sesquipedale*. O peso seco de cada das espécies epífitas era determinado separadamente. Recolhiam-se aleatoriamente três sub-amostras de *G. sesquipedale* a partir de cada amostra e mediam-se até ao milímetro todas as frondes nelas contidas. As frondes medidas eram separadas em classes de tamanho de $[0<, \leq 5 \text{ cm}]$, $[5<, \leq 10 \text{ cm}]$, $[10<, \leq 15 \text{ cm}]$ e $>15 \text{ cm}$ (classes 1, 2, 3 e 4, respectivamente) e o seu peso seco determinado separadamente após secagem em estufa a 75°C até peso constante.

Material e métodos

A partir do comprimento médio das frondes de cada classe e do seu peso seco médio foi possível obter relações alométricas entre peso seco em g e comprimento(comp) em cm ($p < 0.05$)

$$Peso = 0.0166 - 0.0073.comp + 0.0013.comp^2 \quad (5.01)$$

(para algas de dimensão superior a 2.9 cm)

$$Peso = -0.0050 + 0.0024.comp + 0.0004.comp^2 \quad (5.02)$$

(para algas de dimensão superior a 1.7 cm)

$$Peso = -0.0129 + 0.0066.comp \quad (5.03)$$

(para algas de dimensão superior a 1.9 cm)

$$Peso = 0.0232 - 0.0114.comp + 0.0017.comp^2 \quad (5.04)$$

(para algas de dimensão superior a 3.4 cm)

As expressões apresentadas foram obtidas com algas recolhidas em diferentes estações do ano (5.01 - Inverno, 5.02 - Primavera, 5.03 - Verão, 5.04 - Outono) de modo a abranger a variabilidade morfológica da espécie ao longo do tempo (Santos, 1993a). Obteve-se também uma expressão geral, sem distinção de estações

$$Peso = -0.008631 + 0.003773.comp + 0.000380.comp^2 \quad (5.05)$$

(para algas de dimensão superior a 1.9 cm)

A estrutura populacional do *G. sesquipedale* foi estudada ao nível da fronde dada a dificuldade de distinguir frondes originadas a partir de esporos diferentes (Santos, 1993a). Importa salientar que a estratégia de amostragem de material para o estudo da estrutura populacional e parâmetros demográficos do *G. sesquipedale* - recolha e etiquetagem de algas (cf. - 5.1.3) - foi semelhante à utilizada entre Agosto de 1989 e Setembro de 1990 e descrita por Santos (1993a). Deste modo assegura-se a compatibilidade dos dados recolhidos por aquele autor com os obtidos no presente

trabalho, o que permite uma análise de toda a informação existente a uma escala temporal significativamente maior.

5.1.3 - Taxas de crescimento e remoção de biomassa por mortalidade e quebra das frondes

Durante o período de amostragem, procedeu-se à etiquetagem aleatória de algas dispersas pelo local de amostragem. As etiquetas utilizadas foram descritas por Sharp & Trembley (1985). O número de frondes etiquetadas oscilou entre 50 e 150. As etiquetas eram colocadas no eixo principal das plantas abaixo da primeira ramificação. Não se etiquetaram algas de tamanho inferior a 4 cm devido a dificuldades de manipulação sob condições de mar nem sempre favoráveis.

Durante as campanhas de amostragem procedeu-se à medição das algas etiquetadas. A presença de epífitas numa fronde etiquetada era sempre registada. A mortalidade foi calculada a partir da taxa de desaparecimento de algas etiquetadas e expressa percentualmente.

Importa salientar que a mortalidade estimada deste modo tende a sobrestimar o valor real pelo facto de que a perda de uma etiqueta pode ser devida somente à remoção de parte da alga. Considerando o tipo de fixação do *Gelidium* através de um sistema de rizóides incrustados a partir do qual emergem as frondes é provável que a mortalidade das mesmas tal como estimada neste trabalho seja só mais uma forma de quebra até a uma dimensão que não permite a fixação das etiquetas.

Por outro lado, a redução do comprimento de uma fronde entre duas medições tende a subestimar a redução real, pois podem ter ocorrido quebras noutros eixos além do eixo principal, onde se colocaram as etiquetas. Para calcular a mortalidade e a redução de comprimento das frondes etiquetadas procedeu-se à sua divisão em classes de tamanho.

Material e métodos

Só assim se pode relacionar a mortalidade e a quebra das frondes com as suas dimensões a partir da proporção de frondes de cada classe que morrem ou cujo comprimento é reduzido entre duas campanhas de amostragem.

As classes foram definidas de acordo com o algoritmo de Moloney (1986). Este algoritmo permite otimizar a criação de classes quando se pretende minimizar os erros de distribuição e os erros de amostragem. No caso presente, os primeiros resultam de se incluir numa mesma classe indivíduos que, por terem tamanhos diferentes poderão ter taxas de redução de tamanho ou de mortalidade significativamente diferentes. Os erros de amostragem estão relacionados com o tamanho da amostra, sendo inversamente proporcionais ao mesmo. As classes escolhidas foram as seguintes $[4 <, \leq 12 \text{ cm}]$, $[12 <, \leq 14 \text{ cm}]$ e $> 14 \text{ cm}$.

5.1.4 - Produtividade e respiração

A determinação da produtividade de macrófitas deve ser realizada através do emprego conjunto de técnicas de apanha e de experiências de incubação (Ferreira & Ramos, 1989). Estas experiências envolvem a determinação da quantidade de oxigénio produzido ou carbono fixado por organismos incubados em recipientes transparentes (Vollenweider, 1974).

O cálculo da produtividade bruta implica a determinação da taxa respiratória, sendo neste caso as incubações realizadas no escuro. As técnicas de incubação têm sido amplamente utilizadas para medir as taxas fotossintéticas e respiratórias de diferentes espécies de macroalgas (por exemplo: Brinkhuis, 1977; Buesa, 1977; Arnold & Murray, 1980; Smith, 1981; Torres *et al.*, 1991).

A determinação directa do carbono fixado é realizada através da utilização de carbono radioactivo (^{14}C). Inocula-se uma quantidade conhecida do isótopo no recipiente de

incubação e determina-se após a experiência a variação da sua concentração. Deste modo, pode calcular-se a taxa de fixação do carbono nos recipientes transparentes e o seu consumo nos recipientes opacos. No entanto, o consumo e a libertação de carbono não podem ser atribuídos exclusivamente às actividades fotossintética e respiratória. Parte do carbono pode ser perdido nos processos de exsudação e parte pode ser fixada por reacções não relacionadas com a fotossíntese (Vollenweider, 1974).

Por estas razões é preferível medir a variação do oxigénio dissolvido nos recipientes de incubação. No caso das algas, esta variação deve-se exclusivamente aos processos fotossintético e respiratório dos organismos incubados. Importa referir que o consumo de oxigénio pode não se dever exclusivamente à respiração mitocondrial, mas também à fotorespiração (cf. - 3.2). No entanto não existe informação que permita avaliar a importância deste fenómeno na espécie estudada e nas condições em que as incubações foram efectuadas.

A utilização do carbono radioactivo deve ser preferida somente quando as taxas metabólicas não forem mensuráveis pelo método do oxigénio, ou implicarem por este método tempos de incubação demasiado longos. Este tipo de dificuldades geralmente não acontece no caso da incubação de macroalgas.

De acordo com Buesa (1977), Littler (1979) e Littler & Arnold (1980) o emprego de técnicas de incubação deve ser precedido de algum trabalho metodológico de modo a minimizar fontes potenciais de erros de exactidão e precisão. Deste modo, há que ter em conta que a incubação de macroalgas altera completamente as condições hidrodinâmicas em que habitualmente se encontram e que facilitam a absorção de nutrientes e a expulsão de gases e outras substâncias (Anderson, 1982). No respeitante aos erros de exactidão, convém reduzir tanto quanto possível o tempo de incubação para evitar que haja depleção de nutrientes e/ou inibição da fotossíntese por excesso de oxigénio dissolvido ou alterações no pH (Dromgoole, 1978a, 1978b; Littler, 1979). Por

Material e métodos

outro lado há que levar em consideração que as alterações no oxigénio dissolvido terão que ser iguais ou superiores ao limite de detecção do método de doseamento empregue (Winkler no caso presente). A biomassa incubada pode levantar o mesmo tipo de problemas, além de que podem ocorrer fenómenos de sombra intra-específicos (Littler & Arnold, 1980; Ferreira, 1988).

Existe uma grande variabilidade nos valores de produtividade obtidos para indivíduos da mesma espécie, devida aos diferentes estados fisiológicos dos organismos incubados. Esta variabilidade reduz a precisão das medidas efectuadas e consequentemente, a possibilidade de detectar diferenças entre valores obtidos em épocas e locais diferentes (Littler & Arnold, 1980; Fredriksen & Rueness, 1989; Rueness & Fredriksen, 1989).

No presente trabalho, as algas destinadas às experiências de produtividade eram recolhidas à mão a uma profundidade situada entre os 9 e os 12 m, tendo o cuidado de remover tufo inteiros de algas e evitar quebras das frondes. Uma vez a bordo procedia-se à eliminação das epífitas e colocavam-se as algas em frascos de vidro com cerca de 1 litro de capacidade. Enchiam-se os frascos de água e fechavam-se hermeticamente enquanto submersos de modo a evitar a retenção de bolhas de ar no seu interior.

Utilizaram-se frascos transparentes para a determinação da produtividade líquida e opacos para a determinação da taxa respiratória. Os frascos eram submersos a uma profundidade de 9 metros. Utilizavam-se dois controlos, um transparente e um opaco. No final da experiência os frascos eram recolhidos, retirando-se de cada um duas amostras para determinação do oxigénio dissolvido pelo método de Winkler. A produtividade líquida e a respiração determinaram-se pela fórmula:

$$P \text{ ou } R = \left([O_2]_f - [O_2]_c \right) FV / t m \quad (5.06)$$

onde:

P - produtividade líquida em $\text{mg C g}^{-1} \text{ h}^{-1}$;

R - taxa respiratória em $\text{mg C g}^{-1} \text{ h}^{-1}$;

$[O_2]_f$ - Oxigénio dissolvido. em mg l^{-1} em cada frasco no final da experiência;

$[O_2]_c$ - Oxigénio dissolvido. em mg l^{-1} no frasco controle no final da experiência.

F - factor de conversão de massa de oxigénio em massa de carbono.

V - volume do frasco de incubação em litros;

t - tempo de incubação em horas;

m - peso seco das algas incubadas em gramas.

O factor F é igual a 0.375 se se assumir um quociente fotossintético/respiratório de 1.00 que implica que todo o carbono fixado na fotossíntese é utilizado na síntese de glúcidos e no caso da respiração, que o carbono libertado sob a forma de dióxido é resultante da oxidação exclusiva de glúcidos. No presente trabalho foi assumido um quociente respiratório de 0.8 e um quociente fotossintético de 1.2 por serem mais realistas (Gibbs, 1962 *fide* Markager, 1993; Vollenweider, 1974; Geider & Osborne, 1989 *fide* Markager, 1993). A produtividade bruta obtém-se por soma da produtividade líquida e da taxa respiratória.

O número de replicados utilizados nas incubações (entre 5 a 6), as biomassas incubadas e os tempos de incubação foram definidos de modo a maximizar a precisão dos resultados e a evitar erros resultantes do artefacto experimental, assegurando ao mesmo tempo alterações significativas no oxigénio dissolvido (Duarte, 1990). A utilização de tempos de incubação e biomassas estritamente necessários à detecção de variações significativas no oxigénio dissolvido tende a reduzir a ocorrência de fotorespiração

Material e métodos

(Dromgoole, 1978a, 1978b; Littler, 1979). As biomassas incubadas situavam-se entre 0.5 e 1g de peso seco (Duarte, 1990). Os tempos de incubação raramente ultrapassavam uma hora, excepto nos recipientes escuros em que se utilizaram tempos de incubação de cerca de hora e meia, para que se pudessem registar alterações significativas no oxigénio dissolvido em relação ao controle. Em cada recipiente incubavam-se várias frondes intactas de modo a compensar a variabilidade fisiológica intraespecífica (Littler, 1980) e a reproduzir efeitos de competição por luz e/ou nutrientes que poderão ocorrer no meio natural.

5.1.5 - Determinação da produtividade anual com base nas variações de biomassa, na mortalidade e quebra das frondes

A determinação da produtividade a partir das variações de biomassa foi efectuada segundo dois processos distintos de cálculo:

(i) O somatório dos aumentos de biomassa em colheitas consecutivas ao longo de um ano foi adicionado ao somatório dos valores absolutos das diminuições, assumindo que a diminuição de biomassa entre duas colheitas consecutivas corresponde à remoção de matéria morta (Wiegert & Evans, 1964);

(ii) Adicionou-se a diferença de biomassa entre cada par de colheitas consecutivas à biomassa removida por morte e quebra das frondes de acordo com a expressão

$$PL_{t-t_0} = \sum_{k=1}^n (B_{kt} - B_{kt_0} + M + Q) / (t - t_0) \quad (5.07)$$

PL - Produtividade líquida ($\text{g m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$);

B - Biomassa (g m^{-2});

M - Mortalidade (g m^{-2});

Q - Quantidade de biomassa removida por quebra parcial das frondes (g m^{-2});

k - classe de comprimento;

t_0 e t - dias julianos iniciais e finais correspondentes a duas campanhas de amostragem.

A produtividade líquida anual estimou-se através da soma dos produtos dos valores de produtividade diária pelo número de dias decorrentes entre cada par de campanhas ($t - t_0$) efectuadas ao longo de um ano.

A mortalidade foi estimada através da taxa de desaparecimento de plantas marcadas assumindo-se que a proporção de biomassa removida é igual à percentagem de frondes desaparecidas.

A biomassa removida por quebra parcial das frondes foi calculada em dois passos:

- 1) Obteve-se uma relação empírica entre o comprimento das algas etiquetadas e a probabilidade de as mesmas se quebrarem (Fig. 6.05);
- 2) Obteve-se uma relação empírica entre o comprimento inicial das algas etiquetadas e a redução do mesmo causada pela quebra (Fig. 6.06).

As regressões obtidas apresentam-se em 6.1.1. Estas relações empíricas foram efectuadas com base nos dados obtidos por Santos (1993a) entre Agosto de 1989 e Setembro de 1990 e pelo autor do presente estudo entre Setembro de 1990 e Outubro de 1991. Os comprimentos médios das algas etiquetadas foram calculados para cada das classes em que foram divididas conforme descrito em 5.1.3. No caso dos dados de Santos (1993a) o número de classes foi maior - 8 - o que permitiu uma cobertura mais detalhada da variabilidade da quebra das frondes em função do tamanho das mesmas.

A primeira regressão utiliza-se para calcular a proporção de frondes partidas entre dois períodos consecutivos de amostragem. A segunda utiliza-se para calcular a redução média no comprimento das algas que foram quebradas. As relações alométricas entre peso seco e comprimento (cf. - 5.1.2) permitem calcular o peso seco das frondes antes e

Material e métodos

depois de se quebrarem com base nos seus comprimentos iniciais e finais. A diferença corresponde à biomassa perdida por fronde. Todos estes cálculos foram efectuados para cada das classes de comprimento definidas em 5.1.2 para o estudo da estrutura populacional. O produto da densidade numérica (ind. m⁻²) de cada das classes no momento t_0 pela proporção de frondes partidas e pela biomassa perdida por fronde entre t_0 e t permite estimar a quantidade de biomassa removida através da quebra parcial das algas.

5.1.6 - Teores em azoto, carbono, fósforo e pigmentos

Concomitantemente à colheita de material biológico para a determinação da densidade de biomassa do *G. sesquipedale* procedeu-se à recolha de uma amostra para análise dos teores em azoto, carbono e fósforo das algas em estudo. Estas amostras eram conservadas no escuro até à chegada ao laboratório onde se procedia de imediato à sua congelação.

O azoto e o carbono foram doseados num analisador elementar Carlo-Erba modelo 1106. Para o efeito houve necessidade de previamente secar e macerar as amostras de modo a se obter um pó fino e homogéneo. A maceração foi efectuada num moinho de esferas previamente lavado com água desionizada.

Relativamente ao doseamento do fósforo utilizou-se o método descrito em Association of Official Agricultural Chemists (1965). As amostras eram incineradas a 550°C e dissolvidas com ácido sulfúrico para conversão de todo o fósforo a fosfato que era posteriormente doseado colorimetricamente pelo método do azul de molibdeno.

Entre Novembro de 1991 e o final das campanhas de amostragem procedeu-se à colheita de algas para análise quantitativa de pigmentos lipo e hidrossúloveis. De modo a facilitar a extração de pigmentos as algas eram maceradas sob azoto liquido, pois de

outra forma a sua consistência dificulta consideravelmente a maceração. A clorofila a foi analisada após extração com acetona pura e as ficobilinas após extração e centrifugação em tampão fosfato (pH = 6.8) (Rowan, 1989). As equações de Talling & Driver (1963) foram utilizadas para calcular a concentração de clorofila a . A equação de Beer & Eshel (1985) utilizou-se para calcular as concentrações de R-Ficoeritrina.

5.2 - Ensaio laboratoriais

Entre Fevereiro e Agosto de 1993 foi efectuada uma série de experiências em que a produtividade, a eficiência fotossintética e as taxas respiratórias e de exsudação das algas foram estudadas em função da luz e da temperatura. Os ensaios foram efectuados sobre algas pré-aclimatizadas de modos diversos. Todas as algas foram recolhidas no Cabo Espichel próximo do local em que se efectuaram as colheitas previamente descritas.

As respostas metabólicas dos produtores primários a factores ambientais tais como a intensidade luminosa, a temperatura e as concentrações de nutrientes podem ser analisadas em diferentes escalas temporais. As modificações fenotípicas resultantes da adaptação fisiológica a diferentes intensidades médias de factores físico-químicos são habitualmente designadas por respostas a longo-prazo ou aclimatização. Como exemplo podem referir-se as alterações pigmentares sofridas por algas de uma mesma espécie quando mantidas a diferentes profundidades e consequentemente diferentes regimes de intensidade luminosa (Ramus *et al.*, 1976a, 1976b, 1977; Falkowski & LaRoche, 1991), ou a diferentes condições térmicas (Davison, 1991). As respostas fisiológicas a alterações repentinas de quaisquer parâmetros ambientais são habitualmente designados por respostas a "curto-prazo" ou instantâneas (Pahl-Wostl & Imboden, 1990; Davison, 1991).

Enquanto que a aclimatização se observa numa escala de tempo de dias/semanas, as respostas instantâneas podem observar-se numa escala de tempo de segundos/minutos/horas. As últimas estão relacionadas com as primeiras, pois algas aclimatizadas de modo diverso podem responder diferentemente a alterações repentinas de um ou mais factores ambientais, conforme demonstrado

experimentalmente em vários estudos (por exemplo: Santelices, 1978; Beer & Levy, 1983; Fredriksen & Rueness, 1989).

Nestes trabalhos, estudou-se geralmente a aclimatização de algas a diferentes níveis de factores físico-químicos sem se analisar o seu efeito sinérgico que é a forma como actuam em condições naturais. Além disso, nem sempre é claro se os níveis escolhidos para os factores ecológicos são semelhantes aos observados no habitat natural das espécies em estudo.

A descrição de diferentes processos fisiológicos, tais como a fotossíntese e a respiração em função de variações repentinas das variáveis ambientais foi efectuada para muitas espécies de produtores primários aquáticos (ex: Brinkhuis *et al.*, 1976; Cloern, 1977; Fourqurean & Zieman, 1991; Torres *et al.*, 1991). Alguns autores estudaram o efeito da aclimatização nas respostas fisiológicas instantâneas (Ramus *et al.*, 1976b, 1977; Beer & Levy, 1983).

Os parâmetros mais frequentemente monitorizados para identificar fenómenos de aclimatização são os teores em pigmentos lipo- e hidrossolúveis devido à sua importância na produtividade primária e à sua resposta rápida a alterações na intensidade luminosa, temperatura e concentrações de nutrientes (Algarra & Niell, 1990; Davison, 1991, Falkowski & LaRoche, 1991). Quanto às respostas instantâneas, os parâmetros mais utilizados são a produtividade primária e a eficiência fotossintética.

A eficiência fotossintética corresponde ao declive inicial das curvas de produtividade *versus* intensidade luminosa (curvas *P-I*). A produtividade é geralmente reportada ao peso seco e a intensidade luminosa à área. Deste modo, a eficiência fotossintética tem as dimensões de $\text{mgC g}^{-1} \text{mol fotões m}^{-2}$. A eficiência fotossintética é assim calculada com base na luz que atinge o local em que se encontram as plantas e não na luz que é recebida pelas mesmas. A luz recebida pela planta é proporcional à sua relação

Material e métodos

superfície: volume. Relacionando a biomassa com a área superficial do produtor primário conforme descrito abaixo (cf. - 5.2.4) e reportando a produtividade à área, a eficiência fotossintética pode exprimir-se em mg ou mmolC mol fotões⁻¹, ou seja, reportar-se à luz que efectivamente atinge a superfície da planta (ver Markager, 1993). Deste modo, para uma mesma intensidade luminosa, a eficiência depende somente da capacidade fisiológica que a planta tem para converter a energia luminosa interceptada em energia química.

5.2.1 - Aclimatização das algas

Após a sua colheita as algas eram mantidas no laboratório por um período superior a três semanas sob condições estáveis de temperatura, fotoperíodo e intensidade luminosa.

Empregaram-se quatro tipos diferentes de aclimatização - dois simulando condições de Inverno e outros dois simulando condições de Verão. A temperatura foi mantida a 14.5°C nos primeiros e a 18.5°C nos últimos, enquanto que o fotoperíodo era de respectivamente 11.5 e 14.5 horas. Cada par de pré-tratamentos diferiu somente na intensidade luminosa utilizada, que reproduzia aproximadamente as condições médias a 9 e 13 m de profundidade; 9.4 e 4.4 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ na aclimatização de Inverno e 16.1 e 10.5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ na aclimatização de Verão, respectivamente.

Os fotoperíodos e as temperaturas utilizadas correspondem às condições médias calculadas para o local de estudo a partir dos dados de transparência obtidos pelo autor e dos dados de radiação global e temperatura da água cedidos respectivamente pelo Instituto Geofísico Infante D. Luís e Instituto Nacional de Meteorologia e Geofísica.

A estimativa das intensidades luminosas médias foi efectuada com um modelo descrito em Duarte & Ferreira (1993) e em 5.3.1.1. Os cálculos basearam-se num coeficiente de

extinção médio de 0.26, na variação da intensidade luminosa à superfície, na variação da altura da água provocada pela maré e no percurso óptico da luz que depende do ângulo de incidência do Sol (Rable, 1985). O passo de cálculo utilizado foi de uma hora e a estimativa do coeficiente de extinção foi baseada nas medidas de transparência da água (cf. - 5.1.1) efectuadas durante as campanhas de amostragem. Dada a grande variabilidade temporal e espacial deste parâmetro, o valor médio obtido não constitui mais do que uma aproximação.

Durante a aclimatização as algas foram mantidas em tanques com cerca de 200 litros de capacidade. A água era parcialmente substituída em dias alternados (cerca de 120 l) por água do mar bombada para o efeito. A concentração de nutrientes, o pH, a salinidade e a temperatura eram monitorizadas cada segundo dia não se tendo revelado nenhuma tendência para aumento ou diminuição de nenhum destes parâmetros. A temperatura nunca oscilou mais de 1°C durante as renovações parciais da água. Os valores de pH mantiveram-se perto de 8.2, que é um valor típico para a água do mar. Quanto aos nutrientes, os níveis registados foram geralmente comparáveis aos máximos observados nas amostras recolhidas no Cabo Espichel.

Os tanques empregues eram iguais entre si e a água que neles circulava era bombada a partir de um depósito comum, para evitar potenciais diferenças a nível dos parâmetros físico-químicos.

Não foi possível replicar as aclimatizações, isto é, recriar as mesmas condições em vários tanques, num mínimo de três por aclimatização (Green, 1979). Deste modo nos testes estatísticos realizados, a rejeição de hipóteses nulas sobre a ausência de diferenças significativas entre qualquer resposta fisiológica das algas aclimatizadas de modo diverso, prova que as respostas das algas diferiam entre os tanques mas não prova que a diferença se deveu exclusivamente à aclimatização empregue, a não ser que se possa assumir que os tanques eram exactamente iguais excepto nos parâmetros

Material e métodos

cujo efeito se pretendia testar (Hulbert, 1984). Em função do modo como a experiência foi efectuada parece razoável a aceitação da referida premissa, pelo que uma diferença significativa entre qualquer resposta fisiológica das algas sujeitas às diferentes aclimações será considerada como resultante das mesmas e não de outros efeitos não controlados.

Durante os primeiros doze dias de aclimação recolheram-se amostras de algas cada segundo dia para doseamento de pigmentos. Posteriormente as amostras eram recolhidas a intervalos maiores. Todas as amostras foram recolhidas em triplicado e sempre à mesma hora (9.30) sendo congeladas de imediato após a colheita. A extracção de pigmentos foi efectuada conforme descrito anteriormente (cf. - 5.1.6).

5.2.2 - Ensaios multifactoriais, produtividade e respiração

Depois de um período mínimo de aclimação de três semanas recolhiam-se amostras de algas dos tanques e procedia-se à sua incubação sob condições controladas de luz e temperatura numa incubadora orbital. A produtividade e a taxa respiratória foram medidas conforme descrito anteriormente (cf. - 5.1.4). Realizaram-se também incubações com algas não sujeitas a aclimação, ou seja, recolhidas na véspera da realização das experiências junto ao Cabo Espichel.

As temperaturas testadas foram 11, 14, 18, 22 e 26 °C. A cada destas temperaturas mediu-se a produtividade em triplicado às intensidades luminosas de 0, 2, 4, 97, 206 e 270 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ fotões, ou seja, segundo um desenho experimental ortogonal (Underwood, 1981). Deste modo, obtiveram-se por cada aclimação 5 conjuntos de medidas de taxas respiratórias (1 a cada das 5 temperaturas) e 25 conjuntos de medidas de produtividade (5 temperaturas X 5 intensidades luminosas) (ANEXOS, 2 a 6).

Durante as incubações os frascos encontravam-se sobre uma plataforma que se encontrava em rotação permanente (cerca de 60 r.p.m.). Antes de se submeter algas a qualquer medição da taxa respiratória ou produtividade, as plantas eram mantidas durante um período de meia hora nas condições de luz e temperatura que se pretendiam testar. Quando se sujeitam algas a variações repentinas de qualquer parâmetro ambiental a sua resposta não é instantânea, pelo que é necessário aguardar algum tempo até que os sistemas fisiológicos responsáveis pela referida resposta atinjam o estado estacionário (Pahl-Wostl & Imboden, 1990).

Segundo estes últimos autores, quando as intensidades luminosas utilizadas são inferiores ou iguais ao valor crítico acima do qual pode ocorrer inibição da fotossíntese, o período necessário à estabilização da resposta das algas é de 0.5 a 5 minutos. No caso de a intensidade luminosa superar o referido valor crítico, então o período de estabilização situa-se entre 30 a 120 minutos. O período de adaptação de 30 minutos utilizado neste trabalho só poderá ser insuficiente a intensidades luminosas muito elevadas. A literatura da especialidade não permite contabilizar a influência da temperatura nos tempos de resposta.

Tanto nas experiências de aclimatização como nas incubações utilizaram-se lâmpadas fluorescentes de luz natural (Philips Colour/96 'TL'D'). A regulação do fluxo luminoso era possibilitada por um potenciômetro manual ligado às lâmpadas através de um balastro electrónico de alta frequência. A intensidade luminosa foi previamente medida com um sensor quântico esférico (LICORN - 193SB).

A partir dos valores de produtividade medidos calculou-se a eficiência fotossintética reportando a produtividade primária à superfície das plantas (cf. - 5.2.4 e 5.2) e dividindo o valor obtido pela intensidade luminosa.

Material e métodos

Relativamente às algas não sujeitas às aclimatizações laboratoriais e por ter sido impossível efectuar as medições de produtividade e respiração a todas as combinações de intensidade luminosa e temperatura acima descritas num só dia, efectuaram-se ensaios em dias diferentes. Em cada dos dias testava-se uma das temperaturas e todas as intensidades luminosas. Para reduzir o risco de associar aos dados uma fonte de variabilidade sistemática, escolheu-se aleatoriamente a ordem por a qual as temperaturas foram testadas. Não se pôde obviar o problema de as algas, embora provindo do mesmo ponto, terem "histórias recentes" diferentes e poderem por isso produzir respostas diferentes aos mesmos estímulos.

5.2.3. - Medição das taxas de exsudação

As taxas de exsudação foram medidas em frascos estanques nos tanques de aclimatização pelo método de Khailov & Burlakova (1969). Este método baseia-se na existência de uma relação linear entre a concentração de matéria orgânica na água do mar e a absorvância da mesma na região do ultravioleta (eq. 5.08). Incubaram-se algas em frascos iguais aos utilizados nas medições de produtividade e respiração. No final do período de incubação a absorvância da água a 260 nm era medida contra a de um controle proveniente de um frasco que não continha algas.

$$C = 100 \cdot A_{260} \quad (5.08)$$

C - Concentração de matéria orgânica dissolvida (MOD) em mg l^{-1} ;

A_{260} - Absorvância a 260 nm numa célula de 5.0 cm.

Houve necessidade de utilizar biomassas maiores do que as empregues nas medições de produtividade bem como tempos de incubação muito superiores (em geral mais de 5 horas), pois de outro modo não se observavam alterações significativas entre os frascos com algas e os frascos controle. Deste modo, a exsudação foi quantificada nas

condições correspondentes aos quatro pré-tratamentos empregues. Efectuaram-se medições em frascos transparentes e em frascos escuros, pois segundo Khailov & Burlakova (1969) a presença ou ausência de luz pode influenciar a taxa de exsudação.

5.2.4 - Relações superfície/biomassa

Neste trabalho desenvolveu-se um método para estimar a área superficial de macroalgas. O método foi testado somente na espécie *G. sesquipedale* mas é aplicável a espécies de morfologia variável, sendo particularmente útil em espécies com talos ramificados. Algarra & Niell (1987) propuseram um método que permite estimar somente a área superficial perpendicular ao fundo em povoamentos de algas. Minitcheva & Eremenko (1986) desenvolveram um método preciso mas extremamente laborioso para determinar a superfície de algas ramificadas. Este método consiste na determinação da superfície total a partir das áreas de diferentes partes do talo. Estas áreas são determinadas através da medição do comprimento e diâmetro ao nível basal, médio e apical. A área superficial das algas é uma medida da superfície disponível para as plantas interagirem com o meio circundante, quer no respeitante à absorção de nutrientes, quer no respeitante à captação da luz incidente. A utilização deste parâmetro para a determinação da eficiência fotossintética foi descrita anteriormente (cf. - 5.2).

O *G. sesquipedale* tem uma secção transversal de forma aproximadamente elíptica, tanto ao nível do eixo principal como de qualquer das suas ramificações. À medida que a planta cresce estas aumentam, desenvolvendo-se geralmente num plano paralelo ao do eixo principal da fronde e ao do maior eixo da elipse (Fig. 5.01).

Para uma primeira aproximação ao cálculo da área das frondes assume-se que a secção transversal da planta é rectangular. Deste modo, a área total será igual à soma das áreas de todos os lados, desprezando-se apenas os topos. Dado que o comprimento é igual poderemos resumir a frase anterior através da fórmula 5.09.

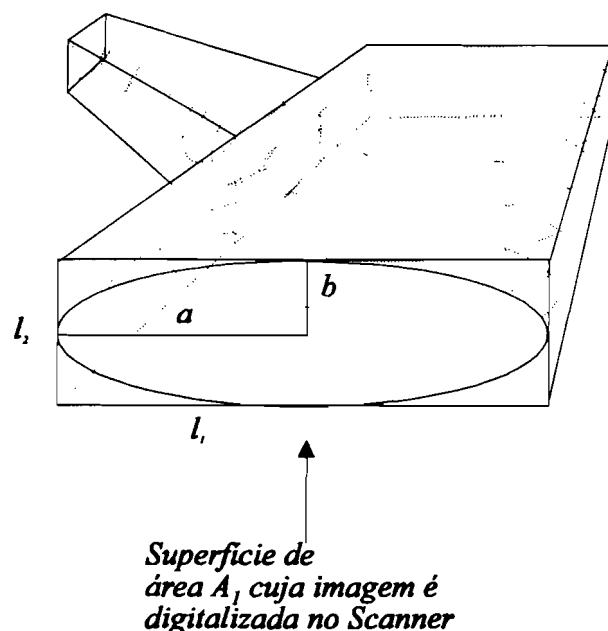


Fig. 5.01 - Representação esquemática de parte de uma fronde de *G. sesquipedale* com uma ramificação. As elipses representam a forma real da fronde, os rectângulos a forma aproximada utilizada numa primeira abordagem ao cálculo da área (ver texto).

$$A_{rec} = C.2.(l_1 + l_2) \quad (5.09)$$

onde

A_{rec} - área, considerando a secção transversal rectangular, C - comprimento total da planta (soma do comprimento de todas as ramificações), l_1 - largura média do lado maior, l_2 - largura média do lado menor. Numa fase final do cálculo A_{rec} é corrigida considerando que a secção transversal da planta é elíptica e não rectangular.

Quando se coloca uma fronde de *G. sesquipedale* sobre um plano a área visível (A_1) corresponde a Cl_1 (Fig.5.02). Digitalizando A_1 num "scanner" e gravando a imagem obtida (Fig. 5.02) num ficheiro do tipo "bitmap" é possível determinar os pixels ocupados usando um algoritmo apropriado, saber a área de cada um e assim calcular a

área total. Importa no entanto não esquecer que se assume numa primeira abordagem que A_1 é plana, dado que se considera que o corte transversal da planta é rectangular.



Fig. 5.02 - Imagem obtida por digitalização de frondes de *G. sesquipedale*. A criação dos "bitmaps" a partir da imagem digitalizada foi efectuada com um programa de desenho vectorial. A leitura e contagem dos pixels dos "bitmaps" foi realizada com o programa BitWin (Vicente, *in prep.*).

Uma forma prática de determinar a área restante (A_2), ou seja, a área correspondente ao plano perpendicular ao digitalizado é através do cálculo da relação entre l_1 e l_2 . Esta é igual à relação entre A_1 e A_2 dado que o comprimento (C) é o mesmo. No presente trabalho esta determinação efectuou-se da seguinte forma:

Retiraram-se aleatoriamente sub-amostras de plantas colhidas ao longo de vários meses e com uma tesoura as frondes foram cortadas aleatoriamente em pedaços de tamanho variado. Em cada das ramificações dos pedaços cortados efectuaram-se medidas dos lados l_1 e l_2 correspondentes afinal ao maior e menor eixos da elipse que forma o corte transversal das frondes da espécie estudada. A média das razões calculada a partir das 210 medidas efectuadas - 0.2958 - foi utilizada para calcular l_2 a partir de l_1 e A_2 a partir de A_1 . Deste modo, conhecendo A_1 e A_2 a área total da fronde pode ser determinada através de

Material e métodos

$$A_{rec} = 2.(A_1 + A_2) \quad (5.10)$$

A correcção do resultado de (5.10) considerando a curvatura da planta resultante da forma elíptica da sua secção, foi efectuada com base no conhecimento da relação entre o perímetro de um rectângulo de lados l_1 e l_2 e o perímetro de uma elipse de eixos a e b (Fig. 5.01). Esta relação é igual à relação entre as áreas das frondes assumindo uma secção rectangular e uma secção elíptica respectivamente, dado que a área é igual ao perímetro multiplicado por C e que C é igual em ambos os casos

$$P_{rec}/P_{elip} = 2(2a + 2b)/\pi(a + b)k = A_{rec}/A_{elip} \text{ (Perry, 1950)} \quad (5.11)$$

onde P_{rec} e P_{elip} correspondem aos perímetros considerando uma secção rectangular e uma secção elíptica, respectivamente e

$$k = 1 + 1/4((a - b)/(a + b))^2 + 1/64((a - b)/(a + b))^4 + \dots \quad (5.12)$$

ou

$$k = 1 + 1/4((1 - b/a)/(1 + b/a))^2 + 1/64((1 - b/a)/(1 + b/a))^4 + \dots \quad (5.13)$$

onde b/a é conhecida e igual a l_2/l_1 (ver acima).

A partir de (5.11)

$$A_{elip} = A_{rec} \pi(a + b)k / (4a + 4b) \quad (5.14)$$

onde A_{elip} é a área da fronde considerando a secção elíptica. Dividindo o numerador e o denominador por a obtém-se

$$A_{elip} = A_{rec} \pi (1 + b/a) k / (4 + 4b/a) \quad (5.15)$$

A partir de (5.10) e sabendo que

$$A_2 = A_1 b/a \quad (5.16)$$

obtemos

$$A_{rec} = 2 A_1 (1 + b/a) \quad (5.17)$$

combinando (5.15) e (5.17) obtém-se a expressão que permite calcular a área total das frondes

$$A_{elip} = 2 A_1 (1 + b/a) \pi (1 + b/a) k / (4 + 4b/a) \quad (5.18)$$

Na Fig. 5.03 pode observar-se o resultado de uma regressão linear obtida entre o peso seco e as áreas de frondes de *G. sesquipedale* calculadas pelo método descrito. A regressão obtida é significativa, permitindo assim estimar um dos parâmetros a partir do outro.

É frequente que o aumento de massa dos organismos (animais e plantas) seja acompanhado de uma diminuição da relação entre a área e o volume/massa. No caso presente, e considerando a relação linear demonstrada na Fig. 5.03 a referida diminuição não parece observar-se. Este resultado explica-se pelo facto de o crescimento do *Gelidium* ser acompanhado da formação de um maior número de ramificações cuja espessura é menor que a do eixo principal. Este facto pode ter uma importância

Material e métodos

adaptativa considerável na medida em que assim se assegura que a superfície relativa disponível para captação de luz e absorção de nutrientes não tende a diminuir com o crescimento da planta podendo assim maximizar a sua capacidade produtiva.

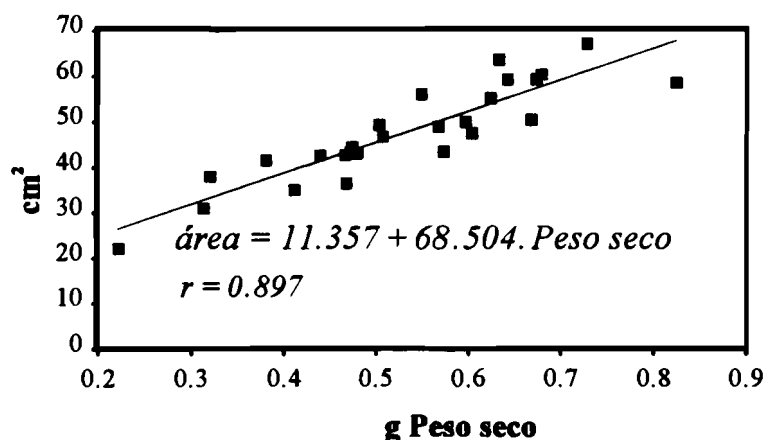


Fig. 5.03 - Regressão entre peso seco e área das frondes de *G. sequipedale* ($p < 0.001$).

5.2.5 - Tratamento dos resultados experimentais

Produtividade

Obtiveram-se superfícies de resposta (Mead & Pike, 1975; Meyers *et al.*, 1989) da produtividade em função da luz e da temperatura para algas provenientes das várias aclimatizações acima descritas (cf. - 5.2.1). A função utilizada no ajuste das superfícies será descrita mais abaixo (cf. - 5.3.1). Estas foram comparadas através de testes F tal como descrito em Mead & Curnow (1983) e recomendado por Potvin & Lechowicz (1990) para comparar funções de ajuste.

É frequente as funções de resposta variarem em função do tempo ou de outras variáveis ambientais. De acordo com os objectivos do presente trabalho pretendia verificar-se se a dependência da produtividade em função da luz e da temperatura pode ou não variar com a aclimatização das algas. É de esperar que se consiga um melhor ajuste determinando uma superfície de resposta para as algas provenientes de cada

aclimatização do que para todas as algas, quando como critério de qualidade do ajuste (Wallach & Goffinet, 1989) se utiliza o desvio médio quadrático (Sokal & Rohlf, 1981; Mead & Curnow, 1983).

O ajuste ao total dos pontos resulta geralmente num desvio médio quadrático superior ao obtido a partir da soma dos desvios quadráticos de cada conjunto de pontos às respectivas funções. Se estas não forem significativamente diferentes é de esperar que o acréscimo no desvio médio quadrático resultante do ajuste de uma só função ao total dos pontos não seja significativo. A realização de um teste F à razão entre o referido acréscimo e o desvio quadrático médio obtido a partir dos desvios quadráticos de cada conjunto de pontos às respectivas funções permite testar a hipótese nula sobre a ausência de diferenças significativas nas funções de resposta obtidas para os vários conjuntos de pontos (Mead & Curnow, 1983).

Na Tabela 5.01 encontram-se resumidas as somas dos quadrados dos resíduos e os desvios médios quadráticos necessários para a realização do teste. Quando a hipótese nula é rejeitada pode ser de interesse determinar quais as funções que diferem entre si. Neste caso, determinam-se funções de resposta para vários sub-conjuntos de pontos que podem englobar um número variável dos conjuntos iniciais de resultados e realiza-se o teste conforme descrito anteriormente (Potvin & Lechowicz, 1990).

No presente trabalho realizaram-se testes para comparar as respostas de algas provenientes das quatro aclimatizações utilizadas em função da luz e da temperatura. Efectuaram-se testes mais detalhados para comparar as respostas das algas sujeitas à aclimatização de Inverno com as de algas sujeitas à aclimatização de Verão e as respostas de algas sujeitas às duas profundidades diferentes. Deste modo, as hipóteses nulas testadas foram as seguintes:

- (i) As aclimatizações testadas não têm um efeito significativo no modo como a produtividade depende da intensidade luminosa e da temperatura;

Material e métodos

No caso da rejeição de (i);

(ii) A aclimatização de Inverno não produz efeitos diferentes da aclimatização de Verão;

(iii) A aclimatização a 13 m de profundidade não produz efeitos diferentes da aclimatização a 9 m de profundidade.

Importa no entanto salientar que a realização de testes múltiplos aumenta a probabilidade dos erros de tipo I (Underwood, 1981). Deste modo, é de evitar testar todas as diferenças possíveis sendo preferível efectuar os testes sobre um subconjunto das mesmas (Potvin & Lechowicz, 1990).

Tabela 5.01 - Comparação de superfícies de resposta. SQR_i - Soma dos quadrados dos resíduos de cada conjunto de pontos - indicado pelo índice i - a cada das funções de ajuste. $SQRT_{total}$ - Soma dos quadrados dos resíduos do total dos pontos a uma função de ajuste. n_i - número de pontos de cada conjunto, indicado pelo índice i . p - número de parâmetros das funções ajustadas. O teste efectua-se sobre a razão $F_{p(k-1), (n_1+...+n_k)-kp} = M_2/M_1$. O número de graus de liberdade do numerador e do denominador são os indicados na tabela.

	Soma dos quadrados dos resíduos	Graus de liberdade	Desvios médios quadráticos
Conjunto 1	SQR_1	n_1-p	-
...	-
Conjunto k	SQR_k	n_k-p	-
Conjunto 1+ ...+Conjunto k	$SQR_1 + ... + SQR_k$	$(n_1+...+n_k)-k.p$	$M_1 = (SQR_1 + ... + SQR_k) / ((n_1+...+n_k)-k.p)$
Total dos pontos	$SQRT_{total}$	$(n_1+...+n_k)-p$	$SQRT_{total} / ((n_1+...+n_k)-p)$
Diferença	$SQRT_{total} - (SQR_1 + ... + SQR_k)$	$p(k-1)$	$M_2 = (SQRT_{total} - (SQR_1 + ... + SQR_k)) / p$

Respiração

A resposta respiratória das algas sujeitas às aclimatizações efectuadas (cf. - 5.2.2) não pôde ser analisada de modo semelhante ao descrito para a produtividade dada a pior qualidade dos dados obtidos (em termos de precisão) não permitir em todos os casos a obtenção de ajustes de grande qualidade .

Para avaliar o efeito da aclimatização na dependência entre a taxa respiratória e a temperatura efectuou-se uma análise de variância (ANOVA) com dois efeitos independentes - temperatura e aclimatização. Realizaram-se comparações planeadas e testes à posteriori de Student-Newman-Keuls (Underwood, 1981) para testar as seguintes hipóteses nulas:

(i) A gama de temperaturas testadas não tem um efeito significativo na taxa respiratória;

(ii) A aclimatização não tem um efeito significativo na taxa respiratória;

(iii) Não há uma interacção significativa entre a temperatura e a aclimatização;

No caso da rejeição de algumas das hipótese anteriores;

(iv) A aclimatização a condições de Inverno não produz efeitos diferentes da aclimatização a condições de Verão;

(v) A aclimatização à profundidade de 13 m não produz efeitos diferentes da aclimatização a 9 m.

5.3 - Modelação

Nas alíneas seguintes será descrito detalhadamente o modelo de produção primária desenvolvido no decorrer do presente estudo. Os princípios gerais da metodologia empregue encontram-se sucintamente descritos em Duarte & Ferreira (1993). No trabalho citado explica-se como se combinaram resultados de produtividade primária obtidos por métodos de incubação com parâmetros demográficos do *G. sesquipedale* para desenvolver um modelo de produtividade primária. As medidas de produtividade então utilizados foram realizadas no mar sob condições não controladas. A produtividade foi descrita em função da intensidade luminosa e da temperatura de modo empírico.

No caso presente, o modelo foi enriquecido com a realização de experiências em laboratório sob condições controladas (cf. - 5.2), desenvolvimento de um novo modelo teórico de produtividade primária (Duarte, *in press.*), com a inclusão de variabilidade temporal dos parâmetros das funções de produtividade e respiração e com a sua implementação segundo uma metodologia de programação orientada por objectos (ver abaixo).

Outra característica importante do presente modelo é o facto de permitir simular o crescimento de uma população dividida em classes de tamanho. Deste modo, é possível combinar as vantagens dos modelos demográficos habituais (e.g. Usher, 1966; Ang, 1987, 1990; Santos, 1993c) com as dos modelos baseados na descrição matemática dos processos fisiológicos implicados no crescimento dos organismos.

5.3.1 - Algoritmos matemáticos

5.3.1.1 - Conceitos teóricos

A variação de biomassa de um produtor primário resulta de um balanço de massa entre os processos que contribuem para o seu aumento e os processos que contribuem para o seu consumo. A fotossíntese assegura a fixação de carbono sendo responsável por um aumento de biomassa enquanto que a respiração, a fotorespiração e a exsudação consomem parte da mesma. Há ainda a considerar a quebra das frondes e a mortalidade como importantes sumidouros de biomassa. Na Fig. 5.04 apresenta-se um fluxograma do modelo desenvolvido no presente estudo.

Importa ainda referir a fixação de carbono independente da luz ("dark carbon fixation") que constitui parte importante no balanço energético das feofíceas. Nas rodofíceas este fenómeno é muito pouco importante, constituindo geralmente menos de 3% do carbono fixado pela fotossíntese. Estimativas obtidas em *Gelidium robustum* apontam para um valor próximo de 1% (Kremer, 1979, 1981). Dada a aparente pouca importância deste fenómeno em algas do género *Gelidium* e por não ter sido quantificado no decorrer do presente estudo não se encontra explicitado no diagrama da Fig. 5.04.

No respeitante à fotorespiração, não foi possível proceder à sua quantificação no âmbito deste trabalho, nem se conhecem medições efectuadas em algas do género *Gelidium*, pelo que não foi incluída no modelo. A fotorespiração é estimulada por concentrações muito elevadas de oxigénio dissolvido (Kremer, 1981). Valores obtidos por este autor para algumas espécies de rodofíceas apontam para reduções do carbono fixado geralmente inferiores a 10%.

Apesar da reconhecida importância da fotorespiração não são conhecidos dados sobre o seu significado na produtividade das algas marinhas pois os balanços de carbono já

Material e métodos

efectuados não incluem este processo. Aparentemente, muitas espécies de algas entre as quais se encontram algum representantes das rodofíceas possuem adaptações bioquímicas para suprimir este fenómeno que não parece realizar-se sempre em condições naturais (Reiskind *et al.*, 1989).

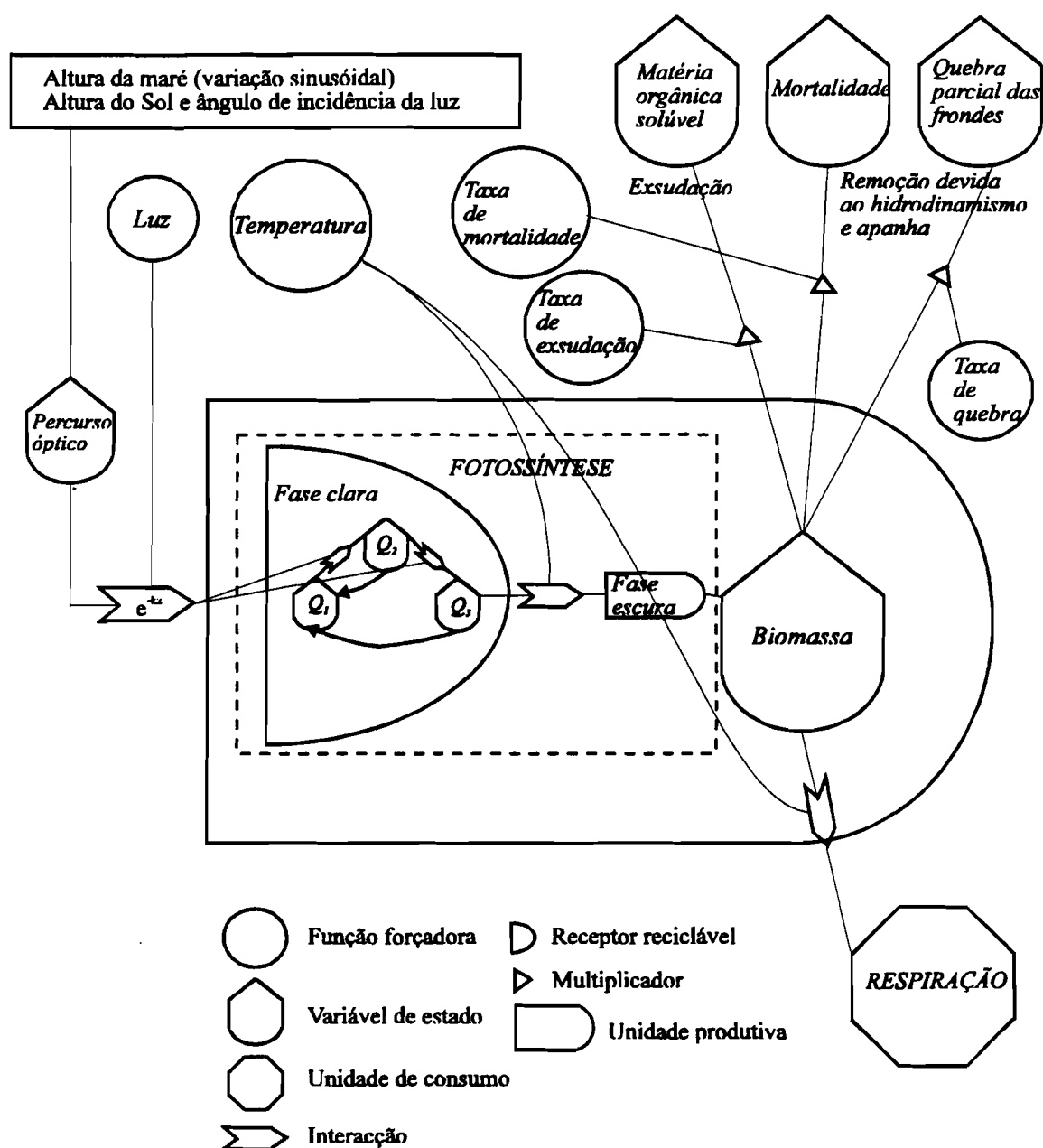


Fig. 5.04 - Fluxograma do modelo de produção segundo a "Energy circuit language" (Odum, 1971, 1983). Q_1 , Q_2 e Q_3 - Pigmentos fotossintéticos nos estados fundamental, excitado e inibido, respectivamente (ver texto).

Os processos de exsudação e desprendimento de biomassa e não o consumo directo por organismos herbívoros, representam a fracção mais importante da energia fixada pelas macroalgas transferida para outros níveis tróficos (Khailov & Burlakova, 1969; Mann, 1973). O consumo herbívoro não é considerado no presente modelo porque durante as campanhas de amostragem realizadas ao longo de um ano e meio nunca houve evidência clara de “grazing” por parte de peixes ou invertebrados. Assume-se assim que a mortalidade e a quebra das frondes se devem principalmente ao hidrodinamismo e à apanha industrial das algas (Fig. 5.04).

A competição com outras espécies também não é considerada, pois a comparação do crescimento de plantas etiquetadas com e sem epífitas não revelou diferenças significativas (Duarte & Ferreira, 1993; Santos, 1993a). Este resultado é semelhante a observações realizadas por Melo *et al.* (1991) em plantas do mesmo género.

Quanto à competição intraespecífica existem dados concludentes sobre o seu efeito na mortalidade. Os métodos utilizados por Santos (1993a) (por exemplo, análise das relações entre biomassa e densidade (Yoda *et al.*, 1963 *fide* Santos, 1993a)) levaram à conclusão de que as plantas de maiores dimensões não têm um efeito significativo na mortalidade das plantas de menores dimensões. Segundo o mesmo autor a ocorrência de tempestades e a apanha industrial de algas podem evitar o desenvolvimento do referido efeito, reduzindo o tamanho médio das frondes durante e a seguir ao Verão, quando as algas de maiores dimensões são mais abundantes.

Com base na informação existente não é possível concluir se a produtividade e o crescimento das algas de menores dimensões são afectados significativamente pela presença de algas de maiores dimensões. O facto de as taxas de crescimento das primeiras serem inferiores às das segundas (Santos, 1993a) não prova a existência de competição intraespecífica. A taxa de crescimento do *Gelidium* pode até certo ponto aumentar com o tamanho das frondes, pois as frondes maiores produzem mais por

Material e métodos

conterem mais biomassa e podem também crescer mais. No presente trabalho as incubações para medição da produtividade foram sempre efectuadas com vários indivíduos por recipiente, de modo a que o resultado obtido integrasse possíveis efeitos de competição intraespecífica por luz e nutrientes (cf. - 5.1.4).

Cada dos processos fisiológicos e demográficos de que depende o crescimento das algas é função de uma série de factores ambientais. No caso da fotossíntese a dependência mais óbvia é relativa à intensidade luminosa. No presente trabalho optou-se por descrever aquele processo em função da luz e da temperatura. A relação entre estes factores e a produtividade é expressa pelos símbolos de "interacção" na Fig. 5.04.

A inclusão de factores químicos como a concentração de nutrientes é complicada pelo facto de a produtividade depender directamente dos nutrientes que se encontram dentro das células e não no meio circundante (Fujita *et al.*, 1989) e pela capacidade que as algas têm de efectuar consumo dos mesmos por excesso, nas alturas em que aqueles são mais abundantes, para posterior utilização (Mann, 1973; Chapman & Craigie, 1977; Chapman *et al.*, 1978; Elrifi & Turpin, 1985). Este facto foi comprovado por Fredriksen & Rueness (1989) para algas do género *Gelidium*.

Na tabela 5.02 apresentam-se as equações gerais do modelo de produção. O modelo é tridimensional, permitindo o cálculo da produtividade e variação de biomassa a profundidades distintas e em diferentes compartimentos físicos.

A equação 5.19 da tabela 5.02 permite a integração da produtividade em relação à profundidade e ao tempo. A integração em profundidade permite o cálculo da produtividade média para uma qualquer gama de profundidades levando em conta a sua variação com a diminuição exponencial da intensidade luminosa. As equações 5.20 e 5.21 permitem a integração da respiração e da exsudação para o período de t_0 a t correspondente ao passo de cálculo do modelo. A equação 5.22 calcula a variação de

biomassa. A sequência de cálculos apresentada repete-se para cada passo temporal um número de vezes igual ao produto do número de intervalos de profundidade escolhidos pelo número de classes de tamanho consideradas pelo número de compartimentos físicos do modelo. As equações utilizadas na descrição de cada processo serão descritas detalhadamente mais abaixo.

Tabela 5.02 - Principais equações do modelo.

$$P = y \int_{t_0}^t \left(\frac{1}{z - z_0} \int_{z_0}^z P' \cdot B \partial z \right) \partial t \quad (5.19)$$

$$R = y \int_{t_0}^t R' \cdot B \partial t \quad (5.20)$$

$$E = \int_{t_0}^t E' \cdot B \partial t \quad (5.21)$$

$$\frac{\partial B}{\partial t} = P - R - E - M - Q \quad (5.22)$$

B - Biomassa (gm^{-2}), z e z_0 - profundidades máxima e mínima de integração, respectivamente (m), $T^* = t - t_0$ - período correspondente ao passo de cálculo do modelo, P' - Produtividade bruta ($\text{gCg}^{-1}\text{h}^{-1}$)** , R' - Taxa respiratória ($\text{gCg}^{-1}\text{h}^{-1}$ ***), P - Produtividade bruta ($\text{gm}^{-2}T^{*-1}$), R - Taxa respiratória ($\text{gm}^{-2}T^{*-1}$), E' - Taxa de exsudação ($\text{gg}^{-1}\text{h}^{-1}$), E - Taxa de exsudação ($\text{gm}^{-2}T^{*-1}$), Q - Taxa de desprendimento de biomassa por quebra parcial das frondes ($\text{gm}^{-2}T^{*-1}$), M - Mortalidade ($\text{gm}^{-2}T^{*-1}$), y - Factor de conversão de massa de carbono em peso seco.

* 4.8 horas.

** Calculada em função da intensidade luminosa e da temperatura (ver abaixo).

*** Calculada em função da temperatura (ver abaixo).

No presente trabalho dividiu-se a população em diferentes classes de tamanho de modo a ser possível descrever processos que são dependentes das dimensões dos organismos e aumentar assim o grau de detalhe do modelo. As classes consideradas para apresentação e análise dos resultados do modelo foram as descritas anteriormente (cf. -

Material e métodos

5.1.2). Porém, para efeitos de cálculo utilizaram-se classes de 1 cm de modo a reduzir a heterogeneidade de tamanhos dentro das mesmas.

Embora se assuma que os processos fisiológicos, tais como a fotossíntese e a respiração são independentes do tamanho das algas, descrevem-se certos processos demográficos, tais como a erosão das frondes, em função do tamanho das mesmas (cf. - 5.1.3 e 5.1.5). Todos os cálculos são efectuados separadamente para cada classe. Sempre que se verifica um ganho ou perda de biomassa o tamanho médio das frondes é recalculado a partir do seu novo peso médio e das relações alométricas descritas anteriormente (cf. - 5.1.2) resolvidas em ordem ao comprimento.

Procurou-se numa fase inicial utilizar relações alométricas sazonais de modo a reproduzir os diferentes padrões de crescimento da população estudada ao longo do ano (eqs. 5.01 a 5.04). No entanto, a substituição de uma relação por outra aquando da passagem de uma estação do ano para outra, provocava instabilidades no modelo, podendo transferir subitamente todos os indivíduos de uma classe para outra classe. Deste modo, optou-se por utilizar uma só relação alométrica, obtida com a totalidade dos dados (eq. 5.05). Futuramente seria preferível ter uma função que permitisse modificar de modo contínuo as relações alométricas ao longo do tempo.

Todos os processos que implicam ganhos e perdas de peso (parcelas da equação 5.22) são calculados com base na biomassa existente no início de cada passo de cálculo. A actualização da biomassa só é efectuada no final da realização de todos os cálculos através da equação 5.22.

O modelo permite calcular as transferências entre classes de dois modos distintos:

- 1) Com base no comprimento médio dos indivíduos;
- 2) Assumindo que as frequências dos comprimentos contidos em cada classe seguem a lei normal.

No primeiro caso, quando o comprimento médio é inferior ou superior aos limites da classe, todos os indivíduos da mesma são transferidos para uma classe vizinha. Este método implica transferências descontínuas de massa. No segundo caso, as transferências entre classes são contínuas o que é naturalmente mais semelhante ao sistema natural. O pressuposto de que as frequências dos tamanhos seguem a lei normal justifica-se com base no teorema do limite central (Sokal & Rohlf, 1981) e na análise dos dados obtidos. Quando o número de indivíduos medidos de uma classe é bastante elevado, da ordem das centenas, a distribuição das frequências dos tamanhos segue a lei normal. A fórmula da normal padrão é a seguinte:

$$Z = \frac{e^{-\frac{1}{2}[(Y - \mu) / \sigma]^2}}{\sigma \sqrt{2\pi}} \quad (5.23)$$

Z - Probabilidade, Y - valor da variável, μ - média paramétrica, σ - desvio padrão.

O segundo método implica assumir valores limites para a normal padrão. No caso presente utilizam-se os valores -2.5 e +2.5. Este intervalo abrange mais de 99% da área contida pela curva da normal. Os valores -2.5 e +2.5 correspondem assim aos limites inferior e superior de cada classe depois de reduzidos e centrados. A redução e centragem (subtração de cada valor pela média seguida de divisão pelo desvio padrão) de um conjunto de valores produz uma distribuição com média igual a 0 e desvio padrão igual a 1. Cada dos valores iniciais é transformado no seu equivalente na normal padrão.

Como o desvio padrão da distribuição dos tamanhos de cada classe em cada passo de cálculo não é conhecido tem que se proceder a uma estimativa. A partir do tamanho médio dos indivíduos de cada classe determina-se o desvio padrão da mesma de modo a que o limite inferior não seja menor do que -2.5 e o limite superior não seja maior do

Material e métodos

que +2.5, após redução e centragem. Deste modo, podem aplicar-se as seguintes fórmulas para calcular o desvio padrão

$$\sigma_1 = \frac{\text{limite sup.} - \text{comp.}}{2.5} \quad (5.24)$$

$$\sigma_2 = \frac{\text{limite inf.} - \text{comp.}}{-2.5} \quad (5.25)$$

onde,

σ_1 e σ_2 - estimativas do desvio padrão;

limite sup. e *limite inf.* - limites superior e inferior de cada classe;

comp. - comprimento médio dos indivíduos de cada classe no início de cada passo de cálculo;

O menor dos sigmas assim calculados é escolhido para desvio padrão. Este procedimento tem o efeito de tornar a distribuição mais concentrada ao redor da média à medida que a variação do tamanho das algas as aproxima de um dos limites da classe (Fig. 5.05), pois implica uma redução do desvio padrão sempre que o tamanho médio se afasta do ponto médio da classe.

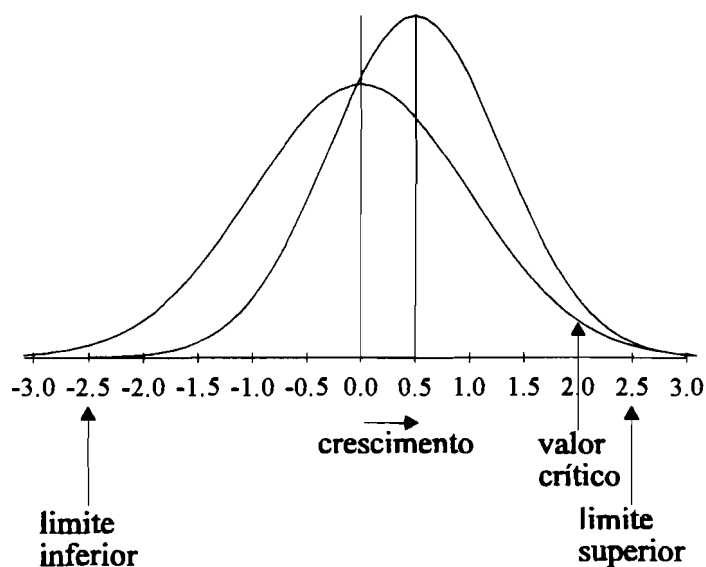


Fig. 5.05 - Efeito do crescimento na forma da distribuição das frequências dos tamanhos dentro de uma classe. A curva simétrica relativamente à origem desloca-se para a direita após o crescimento. A área desta curva, situada à direita do valor crítico corresponde à proporção de indivíduos que mudam de classe (ver texto).

Assumindo o desvio padrão calculado conforme descrito e conhecendo o comprimento médio dos indivíduos de cada classe e o seu crescimento em cada passo de cálculo do modelo pode determinar-se qual o valor da normal padrão a partir do qual os elementos da classe passaram para outra classe (valor crítico, ver Fig. 5.05), ou seja, superaram o valor limite da classe em que se encontravam. Para o efeito utiliza-se a seguinte fórmula

$$X = \frac{(\text{limite} - \text{cresc.} - \text{comp.})}{\sigma} \quad (5.26)$$

onde,

X - valor da normal padrão a partir do qual todos os elementos mudam de classe devido ao crescimento (valor crítico na Fig. 5.05), *limite* - limite inferior ou superior da classe conforme o crescimento seja negativo ou positivo; *cresc.* - crescimento.

Finalmente, calcula-se o integral da normal entre o valor X (valor crítico na Fig. 5.05) e $+2.5$ ou -2.5 , consoante o crescimento seja positivo ou negativo. Para o efeito utiliza-se a fórmula de Hastings ("melhor aproximação") (Amaral, 1991). Esta fórmula (eq. 5.27) permite o cálculo do integral entre $-\infty$ e qualquer valor da abcissa da normal entre 0 e $+\infty$:

$$\int_{-\infty}^X f(Z) = 1 - \left(\frac{1}{\sqrt{2\pi}} \right) e^{\left(\frac{X^2}{2} \right)} (b_1 t + b_2 t^2 + b_3 t^3 + b_4 t^4 + b_5 t^5) \quad (5.27)$$

$$b_1 = 0.31938153,$$

$$b_2 = -0.356563782,$$

$$b_3 = 1.781477937,$$

$$b_4 = -1.821255978,$$

$$b_5 = 1.330274429,$$

Material e métodos

$$t = \frac{1}{1 + 0.2316419 b_3}. \quad (5.28)$$

Quando o valor de X é negativo pode efectuar-se o cálculo para o seu simétrico.

A transferência de algas entre classes implica alterações no tamanho médio da classe de destino. O modelo foi implementado de tal modo que se possa utilizar um ou outro dos métodos acima descritos. Nos resultados apresentados neste estudo empregou-se sempre o segundo método para garantir transferências contínuas entre as classes.

De modo a que o modelo estabilize foi necessário introduzir algumas funções de controle demográfico. A análise dos dados obtidos por diferentes autores (Borja, 1987 a e b; Juanes & Borja, 1991) e dos resultados do presente trabalho permitiu estabelecer limites máximos para a biomassa das diferentes classes de tamanho consideradas no modelo. Quando a biomassa atinge os referidos limites, toda a produção em excesso é removida.

A remoção de biomassa em excesso pode ser efectuada de diversos modos de forma a "imitar" o sistema natural. Sempre que é detectado um excesso de biomassa numa classe escolhe-se aleatoriamente o seu destino que pode ser o ingresso numa classe de menores dimensões, a sua passagem para uma classe de dimensão imediatamente superior ou a sua remoção da população se o ingresso noutra classe implicar que o limite máximo de biomassa da mesma seja excedido.

Importa salientar que todas as transferências são efectuadas de modo a que não haja alterações na biomassa total a não ser as decorrentes dos processos fisiológicos e de remoção de biomassa através da mortalidade e quebra das frondes. Assume-se ainda que a remoção de algas por mortalidade é contrabalançada pelo recrutamento de novos indivíduos para a classe de menores dimensões. Este pressuposto parece justificável face à forma de fixação do *Gelidium* conforme referido anteriormente (cf. - 5.1.3). Em

termos práticos, a mortalidade é calculada como um ingresso obrigatório na classe de menores dimensões acompanhada de uma perda de biomassa correspondente à redução do tamanho das frondes.

Funções forçadoras

O modelo utiliza como funções forçadoras dados de temperatura da água do mar cedidos pelo INMG e de intensidade luminosa à superfície cedidos pelo Instituto Geofísico Infante D. Luís (cf. - 5.1.1).

A intensidade luminosa I_z a qualquer profundidade z calcula-se pela Lei de Lambert-Beer

$$I_z = I_0 \exp(-kp) \quad (5.29)$$

onde I_0 é a radiação global fotossinteticamente activa à superfície - $\pm 42\%$ da radiação total (Margalef, 1977) - depois de subtraída à radiação reflectida - em média 15% da total (Parsons *et al.*; 1984), k é o coeficiente de extinção da luz e p o seu percurso óptico desde a superfície até à profundidade escolhida para o cálculo. O percurso óptico é calculado pelo método descrito por Rable (1985).

No presente trabalho os coeficientes de extinção foram determinados empiricamente a partir de leituras de transparência da água realizadas com um disco de Secchi (cf. - 5.1.1). Para o efeito utilizou-se a seguinte fórmula (Parsons *et al.*, 1984)

$$k = \frac{1.7}{z} \quad (5.30)$$

onde z é a profundidade máxima (m) a que é visível o disco de Secchi.

Material e métodos

Para calcular a profundidade em cada passo do modelo simulou-se a variação sinusóide da maré. A localização dos pontos de inflexão da curva no tempo, correspondendo às alturas de água e horas de estofa de preia-mar e baixa-mar foi obtida a partir de tabelas elaboradas pelo Instituto Hidrográfico. Para o cálculo da altura da maré h_t a um dado instante T' entre a hora de preia-mar T_{pm} e a hora de baixa-mar T_{bm} , utilizou-se a expressão (5.31)

$$h_t = \frac{h_{pm} + h_{bm}}{2} + \frac{h_{pm} - h_{bm}}{2} \cos \frac{\pi T'}{T} \quad (5.31)$$

onde h_{pm} e h_{bm} correspondem à altura de água acima do zero hidrográfico no estofa da preia-mar e baixa-mar respectivamente e T ao intervalo horário entre a preia-mar e baixa-mar. No caso inverso, em que se pretende calcular a altura da água h_t , a um dado instante T' entre a hora de baixa-mar T_{bm} e a hora da subsequente preia-mar T_{pm} , utilizou-se a expressão (5.32)

$$h_t = \frac{h_{bm} + h_{pm}}{2} + \frac{h_{bm} - h_{pm}}{2} \cos \frac{\pi T'}{T} \quad (5.32)$$

onde T representa o intervalo horário entre a baixa-mar e a preia-mar subsequente (Instituto Hidrográfico, 1990).

Nos parágrafos seguintes a relação da produtividade com a intensidade luminosa e a temperatura será analisada detalhadamente.

Produtividade - Desenvolvimento de um novo modelo

Durante as últimas décadas foram propostos muitos modelos matemáticos para descrever a produtividade primária (P) em função da intensidade luminosa (I) (por exemplo: Steele, 1962; Vollenweider, 1965; Jassby & Platt, 1976; Platt *et al.* 1980; Iwakuma & Yasuno, 1983). Os modelos propostos são na sua maioria empíricos

embora se tenham desenvolvido alguns com base nos mecanismos fisiológicos da fotossíntese (por exemplo: Fasham & Platt, 1983; Megard *et al.*, 1984; Eilers & Peeters, 1988).

Eilers & Peeters (1988, 1993) consideraram três estados possíveis para os pigmentos fotossintéticos - "fábricas fotossintéticas" (FFS) *sensu* Crill (1977): Fundamental, excitado e inibido. As transições entre o estado fundamental e o estado excitado são proporcionais à intensidade luminosa (I) e às constantes k_2 e k_3 (Figs. 5.04 e 5.06). A taxa de recuperação do estado excitado para o fundamental (k_3 na Fig. 5.06) é assumida como dependente da rapidez com que a energia é utilizada nas reacções da fase escura que são dependentes da temperatura. A taxa de recuperação do estado inibido para o estado fundamental (k_5 na Fig. 5.06) corresponde à recuperação da fotoinibição. Um modelo conceptualmente semelhante a este foi desenvolvido por Megard *et al.* (1984).

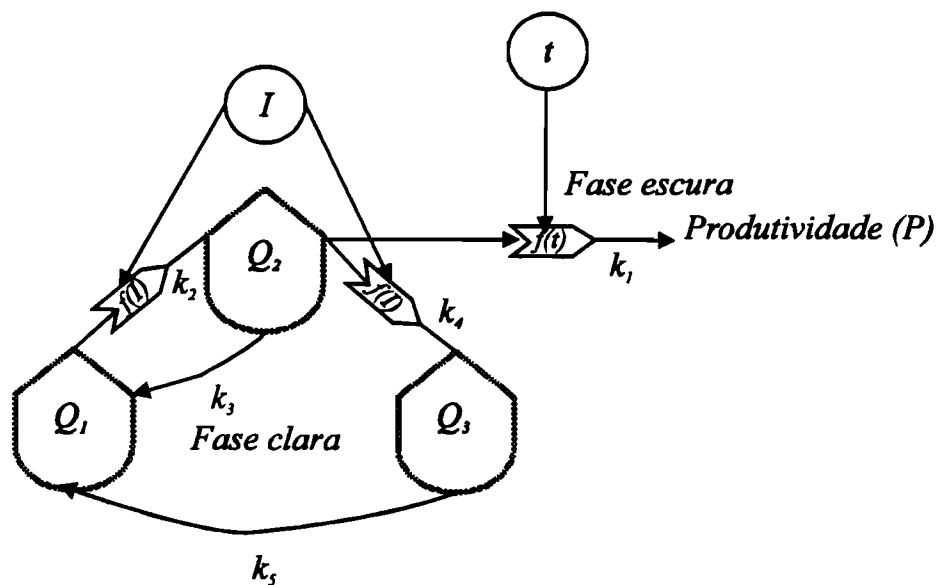


Fig. 5.06 - Transições entre os três estados possíveis dos pigmentos - fundamental, excitado e inibido (Q_1 , Q_2 e Q_3 , respectivamente) utilizando a simbologia da "Energy circuit language" (Odum, 1975); $f(I)$ representa o efeito da luz e $f(t)$ representa o efeito da temperatura através por exemplo de uma função de Arrhenius - $\exp(d - e/t)$ (ver texto).

Material e métodos

Kmet *et al.* (1993) demonstraram que no modelo de Eilers & Peeters (1988) a maximização da produtividade primária passa pela maximização de k_2 , k_3 e k_4 e pela minimização de k_5 .

No modelo desenvolvido no presente trabalho, descrito em Duarte (*in press.*), considera-se a existência dos mesmos três estados possíveis para os pigmentos fotossintéticos. Os fluxos entre estes estados são biofísicos (Falkowski & LaRoche, 1991) e dependem somente da intensidade luminosa e dos valores das constantes k_2 a k_5 (Fig. 5.06). A constante k_3 não está necessariamente relacionada com as reacções da fase escura como no modelo de Eilers, pois a recuperação do estado excitado para o estado fundamental pode ocorrer sem a fotólise da água (Megard *et al.*, 1984) acompanhada de geração de energia para as reacções da fase escura. A transferência da energia absorvida para a síntese dos compostos orgânicos na fase escura é dependente da temperatura como todos os processos bioquímicos (Parsons *et al.*, 1984; Falkowski & LaRoche, 1991). Esta dependência é representada por uma expressão com coeficientes d e e (Fig. 5.06) equivalente à função de Arrhenius (Odum, 1983). A função pode ser modificada de modo a ter um máximo a partir do qual a temperatura inibe a fotossíntese (Odum, 1983; Knoop & Bate, 1990). Tal modificação não foi implementada no presente trabalho porque os dados utilizados para testar o modelo não abrangiam uma gama de temperaturas suficientemente ampla para atingir o referido máximo.

No modelo apresentado neste estudo existe uma separação clara entre as reacções da fase clara e as da fase escura. Esta é a principal diferença relativamente ao modelo de Eilers, onde a recuperação dos pigmentos do estado excitado para o fundamental se considera directamente ligada às reacções da fase escura (Duarte, *in press.*) e portanto dependente da temperatura. Esta característica levou Eilers & Peeters (1988) a concluir que o declive inicial das curvas $P-I$ é independente da temperatura enquanto que P_{max} e I_{opt} são dependentes daquele parâmetro. Dados fisiológicos recentes (para

uma revisão sobre o assunto ver Davison (1991)) parecem indicar que o declive inicial depende da temperatura, pois embora as reacções fotoquímicas iniciais sejam independentes daquele parâmetro, as subseqüentes reacções bioquímicas dependem da temperatura.

A ideia da independência do declive inicial relativamente à temperatura poderá estar associada ao facto de se considerar que a intensidades luminosas baixas a luz é o factor limitante do processo donde erradamente se concluí que a temperatura não deverá influenciar o mesmo. De facto, pode acontecer limitação simultânea pelos dois factores.

As consequências das diferenças entre o modelo de Eilers e o presente na previsão do comportamento dos parâmetros das curvas $P-I$ serão postas em evidência na resolução das equações diferenciais que se seguem .

Q_1 , Q_2 e Q_3 representam as quantidades de FFS nos diferentes estados acima descritos e P a produtividade primária bruta. Considerando as transições possíveis entre as FFS (Fig . 5.06) e assumindo que o sistema se encontra no estado estacionário temos que:

$$\frac{\partial Q_1}{\partial t} = -k_2 Q_1 I + k_3 Q_2 + k_5 Q_3 = 0 \quad (5.33)$$

$$\frac{\partial Q_2}{\partial t} = k_2 Q_1 I - k_3 Q_2 - k_4 Q_2 I = 0 \quad (5.34)$$

$$\frac{\partial Q_3}{\partial t} = k_4 Q_2 I - k_5 Q_3 = 0 \quad (5.35)$$

$$Q_1 + Q_2 + Q_3 = k \quad (5.36)$$

Material e métodos

Estas equações podem ser resolvidas explicitamente em ordem a Q_2 . O resultado é o seguinte:

$$Q_2 = \frac{k_2 k_4 I^2 + k_5 (k_2 + k_4) I + k_5 k_3}{k_1 k_2 k_5 I} \quad (5.37)$$

A produtividade é proporcional à quantidade Q_2 e à função da temperatura:

$$P = k_1 Q_2 \exp(d - e/t) = \frac{k_1 k_2 k_5 I \exp(d - e/t)}{k_2 k_4 I^2 + k_5 (k_2 + k_4) I + k_5 k_3} \quad (5.38)$$

Os valores numéricos dos parâmetros k_1 a k_5 nunca foram determinados pelo que há todo o interesse em exprimir a eq. 5.38 através de parâmetros que possam ser medidos com facilidade. Dividindo o numerador e o denominador por $k_1 k_2 k_5$ e introduzindo a , b e c obtém-se:

$$a = \frac{k_2 k_4}{k_1 k_2 k_5} \quad (5.39)$$

$$b = \frac{k_5 (k_2 + k_4)}{k_1 k_2 k_5} \quad (5.40)$$

$$c = \frac{k_5 k_3}{k_1 k_2 k_5} \quad (5.41)$$

O resultado final é o seguinte:

$$P = \frac{\exp(d - e/t)}{a I^2 + b I + c} \quad (5.42)$$

Derivando e maximizando (5.42) em relação a I as características das curvas $P-I$ podem ser calculadas:

$$I_{opt} = \sqrt{\frac{c}{a}} \quad (5.43)$$

$$P_{max} = \frac{\exp(d - e/t)}{2\sqrt{ac} + b} \quad (5.44)$$

$$S = \frac{\exp(d - e/t)}{c} \quad (5.45)$$

As últimas equações demonstram a independência de I_{opt} em relação à temperatura e a relação exponencial entre P_{max} e o declive inicial e aquele parâmetro. Os coeficientes a , b e c podem exprimir-se através de I_{opt} , P_{max} e S através das seguintes expressões:

$$a = \frac{\exp(d - e/t)}{SI_{opt}^2} \quad (5.46)$$

$$b = \frac{\exp(d - e/t)}{P_{max}} - \frac{2\exp(d - e/t)}{SI_{opt}} \quad (5.47)$$

$$c = \frac{\exp(d - e/t)}{S} \quad (5.48)$$

Quando se pretende simular a produtividade primária a intensidades luminosas inferiores aos valores susceptíveis de causar inibição da fotossíntese pode recorrer-se a uma expressão mais simples do que a eq. 5.42. O diagrama apresentado na Fig. 5.07 pode utilizar-se para deduzir a referida expressão.

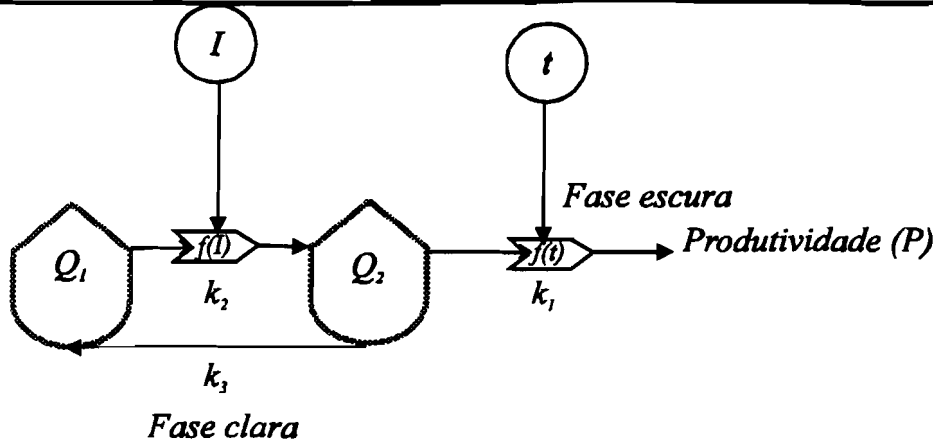


Fig. 5.07 - Transições entre dois estados dos pigmentos - fundamental e excitado (Q_1 e Q_2 , respectivamente) utilizando a simbologia da "Energy circuit language" (Odum, 1975); $f(I)$ representa o efeito da luz e $f(t)$ representa o efeito da temperatura através por exemplo de uma função de Arrhenius - $\exp(d - e/t)$ (ver texto).

Q_1 e Q_2 representam as quantidades de FFS nos estados fundamental e excitado e P tal como na Fig. 5.06 a produtividade primária bruta. Considerando as transições possíveis entre as FFS e assumindo que o sistema se encontra no estado estacionário temos que:

$$\frac{\partial Q_1}{\partial t} = -k_2 Q_1 I + k_3 Q_2 = 0 \quad (5.49)$$

$$\frac{\partial Q_2}{\partial t} = k_2 Q_1 I - k_3 Q_2 = 0 \quad (5.50)$$

$$Q_1 + Q_2 = k \quad (5.51)$$

$$Q_2 = \frac{k k_2 I}{k_2 I + k_3} \quad (5.52)$$

$$P = k_1 Q_2 \exp(d - e/t) = \frac{k_1 k k_2 I \exp(d - e/t)}{k_2 I + k_3} \quad (5.53)$$

As equações 5.49 a 5.52 são iguais às equações 5.33 a 5.36 quando Q_3 se anula. Dividindo o numerador e o denominador por $k_1 k k_2$ e introduzindo m e n :

$$m = \frac{l}{k_1 k} \quad (5.54)$$

$$n = \frac{k_3}{k_1 k k_2} \quad (5.55)$$

$$P = \frac{l \exp(d - e/t)}{m l + n} \quad (5.56)$$

Se se excluir a temperatura esta função é análoga à expressão de Michaelis-Menten utilizada na descrição das reacções enzimáticas. Numa fase inicial o crescimento de P em função de l é linear, atingindo posteriormente um patamar praticamente paralelo ao eixo das abcissas.

Derivando 5.56 em ordem a l e achando o limite da derivada quando l tende para zero pode determinar-se o declive inicial da função:

$$S = \frac{\exp(d - e/t)}{n} \quad (5.57)$$

Expressão esta semelhante à obtida anteriormente (eq. 5.45).

Calibração do modelo de produtividade

O ajuste da função 5.42 foi efectuado a cada dos conjuntos de resultados obtidos com algas de cada das aclimatizações (ver acima). O ajuste é dificultado pelo facto de a eq. 5.42 representar uma função bidimensional, ou seja, uma superfície e não uma linha.

Utilizou-se uma metodologia que consistiu em dois passos. No primeiro passo obtiveram-se estimativas preliminares dos parâmetros a , b , c , d e e (eq. 5.42). No segundo passo optimizaram-se as estimativas através de métodos não lineares. Foi

Material e métodos

utilizado o método Quasi-Newton. De uma forma geral, o êxito do ajuste obtido com os métodos de regressão não lineares depende da qualidade da estimativa inicial que se faz dos parâmetros da função (Marquardt, 1963; Glass, 1967).

O primeiro passo pode ser dividido em duas partes. Na primeira, efectua-se uma regressão polinomial bivariada de 2ª ordem, tendo como variável dependente a produtividade e como variáveis independentes a intensidade luminosa e a temperatura.

O modelo de regressão empregue é o seguinte:

$$P = a_0 + a_1 I + a_2 t + a_3 I^2 + a_4 t^2 + a_5 I t \quad (5.58)$$

Por diferenciação e maximização de P em relação a I e t , pode calcular-se I_{opt} e a temperatura óptima t_{opt} :

$$\frac{\partial P}{\partial I} = a_1 + 2a_3 I + a_5 t = 0 \quad (5.59)$$

$$\frac{\partial P}{\partial t} = a_2 + 2a_4 t + a_5 I = 0 \quad (5.60)$$

$$I_{opt} = -\frac{a_1 + a_5 t}{2a_3} \quad (5.61)$$

$$t_{opt} = -\frac{a_2 + a_5 I}{2a_4} \quad (5.62)$$

Quando a gama de valores experimentais inclui somente a zona exponencial da dependência da temperatura, como no presente trabalho, a eq. 5.62 leva a uma estimativa de t_{opt} fora da gama de temperaturas testadas. Nalguns casos o valor obtido não tem qualquer significado biológico. Na presença de qualquer destes problemas deve escolher-se uma temperatura tão próxima quanto possível do valor óptimo para utilizar na estimativa de I_{opt} com a eq. 5.61. A escolha deve incidir sobre as temperaturas mais elevadas de entre todas as testadas.

Substituindo na equação de regressão I e t por I_{opt} e t_{opt} respectivamente, pode determinar-se P_{max} . O declive calcula-se como o valor da derivada quando $I=0$. Na segunda parte, utiliza-se a equação de regressão para obter valores de produtividade a I_{opt} e a cada das temperaturas testadas. Efectua-se uma regressão linear dos logaritmos naturais de P em função de $1/t$ para estimar os parâmetros d e e da função de Arrhenius. Quando a intensidade luminosa é próxima ou igual a I_{opt} a temperatura é responsável pela maior parte da variância dos valores de produtividade, sob a premissa de que não existem outros factores limitantes. Os parâmetros a , b e c são então calculados com as equações (5.46), (5.47) e (5.48).

No segundo passo, utiliza-se um método de ajuste não linear para otimizar as estimativas dos parâmetros da função através da minimização dos quadrados dos resíduos. Normalmente as estimativas preliminares obtidas conforme descrito são bastante rigorosas se se considerar os erros experimentais e analíticos envolvidos nas determinações de produtividade.

A qualidade do ajuste do modelo aos dados experimentais foi testada por análise de regressão linear tipo II (Laws & Archie, 1981; Sokal & Rohlf, 1981) entre os valores medidos e os valores observados. O declive da linha de regressão, a ordenada na origem e a proporção de variância explicada pela regressão foram utilizados como medidas da qualidade do ajuste (Keller, 1989).

Dinâmica do modelo de produtividade

Os modelos acima referidos podem ser divididos em estáticos e dinâmicos, consoante os parâmetros que definem as relações entre a produtividade e os factores ambientais variam em função do tempo ou são considerados constantes (Neale & Marra, 1985). A variabilidade temporal dos referidos parâmetros tem sido estudada principalmente no fitoplâncton (Marra, 1978; Falkowski & Wirick, 1981; Gallegos & Platt, 1982; Marra

Material e métodos

& Heinemann, 1982; Côté & Platt, 1983; Lewis *et al.*, 1984; Gallegos & Platt, 1985; Marra *et al.*, 1985; Geider & Platt, 1986). A importância da referida variabilidade na modelação da produtividade primária de macrófitas de água doce foi referida por Cosby *et al.* (1984).

As expressões 5.42 e 5.56 descrevem a relação entre a produtividade e a intensidade luminosa de uma forma estática, ou seja, somente no estado estacionário, quando as quantidades Q_1 , Q_2 e Q_3 não variam com o tempo. Deste modo, trata-se a relação da produtividade com aqueles parâmetros como fixa. Assumir uma resposta estática implica considerar que as quantidades Q_1 , Q_2 e Q_3 estabilizam instantaneamente quando os fotossistemas são atingidos pela luz.

Quando se considera a dinâmica temporal dos parâmetros das curvas $P-I$ importa distinguir entre escalas temporais da ordem de várias horas ou mesmo dias e escalas temporais de segundos, minutos e nalguns casos horas. Enquanto que as primeiras correspondem a adaptações fisiológicas tais como, alterações no número e tamanho das unidades fotossintéticas, nas concentrações de pigmentos e a nível das enzimas, as últimas correspondem aos tempos de resposta dos sistemas fotossintéticos à intensidade luminosa (Marra & Heinemann, 1982).

A intensidade luminosa, a temperatura e a concentração de nutrientes são factores que influenciam a eficiência fotossintética dos produtores primários produzindo diferentes tipos de adaptações (Kremer, 1981; Davison, 1991; Falkowski & LaRoche, 1991; Turpin, 1991). As aclimatizações utilizadas no presente trabalho (cf. - 5.2.1) destinaram-se por um lado, a uniformizar as condições de manutenção das algas, adaptando-as a condições controladas e por outro lado, a obter funções de resposta da produtividade em função da luz e da temperatura para algas aclimatizadas a condições opostas (Inverno e Verão) de modo a abranger tanto quanto possível a variabilidade sazonal dos parâmetros do modelo.

Os tempos de resposta da produtividade à intensidade luminosa têm sido objecto de vários estudos (Pahl-Wostl & Imboden, 1990; Eilers & Peeters, 1993). De acordo com Eilers & Peeters (1993) a excitação dos fotossistemas e o seu retorno para o estado estacionário são processos muito mais rápidos do que a fotoinibição e a recuperação da mesma. A partir dos trabalhos de Jones & Kok (1977), Radmer & Kok (1977) e Vincent et al. (1984) *fide* Eilers & Peeters (1993) estes autores calcularam que $k_2 \gg 1000k_4$ e que $k_3 \gg 1000k_5$ (Fig 5.06), ou seja, que a taxa de excitação é muito superior à taxa de inibição e que a taxa de recuperação do estado excitado é muito superior à do estado inibido.

Conforme referido anteriormente (cf. - 5.2.2), Pahl-Wostl & Imboden (1990) estimaram que o tempo de estabilização da taxa fotossintética de algas que eram subitamente sujeitas a uma intensidade luminosa constante no tempo, variava entre 0.5 e 5 minutos, quando a intensidade luminosa era inferior ao nível de inibição e entre 30 e 120 minutos, quando superior. Já há muito que se reconheceu a importância do tempo de exposição a intensidades luminosas críticas no desenvolvimento da fotoinibição (Jones & Kok, 1966).

A movimentação vertical do fitoplâncton nas zonas de mistura ("mixed layers") e as suas consequências na quantificação da produtividade primária através de modelos estáticos tem sido analisada por diversos autores (Falkowski & Wirick, 1981; Gallegos & Platt, 1985). No caso das macroalgas a movimentação vertical é irrelevante, mas as variações de profundidade devidas às oscilações da maré e principalmente à ondulação responsáveis por oscilações na radiação activa para a fotossíntese junto ao fundo (Wing *et al.*, 1993), poderão também contribuir para um comportamento dinâmico dos parâmetros das curvas de produção.

O resultado líquido do referido comportamento dinâmico é por vezes, uma produtividade superior à prevista com os modelos estáticos (Marra, 1978). Se o tempo

Material e métodos

de exposição a intensidades luminosas críticas for inferior ao tempo de desenvolvimento pleno da fotoinibição mas suficientemente elevado para permitir que os mecanismos fotossintéticos respondam à luz, pode conseguir maximizar-se a produtividade. Uma situação oposta poderia verificar-se se o tempo de exposição fosse demasiado curto para permitir que os sistemas fotossintéticos respondessem à luz.

No presente trabalho, a equação 5.42 serviu de base à simulação da produtividade. A equação foi calibrada a partir dos resultados obtidos com algas aclimatizadas das quatro diferentes formas acima descritas e com algas não sujeitas a qualquer tipo de aclimatização (cf. - 5.2.1). Obtiveram-se assim 4 equações correspondentes às aclimações; Inverno e profundidade de 9 m, Inverno e profundidade de 13 m, Verão e profundidade de 9 m, Verão e profundidade de 13 m.

Quando se pretende calcular a produtividade durante a Primavera ou Outono interpolam-se os resultados das equações calibradas para as situações de Inverno e Verão. Quando se pretende calcular a produtividade para uma profundidade inferior a 9 ou superior a 13 m, utiliza-se a expressão calibrada para a profundidade mais próxima. No caso de uma profundidade compreendida entre aqueles valores interpola-se o resultado obtido com ambas as expressões.

No respeitante aos tempos de resposta das algas às variações na intensidade luminosa utilizou-se uma abordagem semelhante à descrita por Pahl-Wostl & Imboden (1990), embora os referidos tempos não tenham sido medidos neste estudo. As expressões são semelhantes às propostas por aqueles autores para calcular a fotoinibição e produtividade em função do tempo decorrido após o início de uma variação na intensidade luminosa:

$$a(T) = (1 - \exp(-T / T_i)).a \quad (5.63)$$

$$P(T) = (1 - \exp(-T / T_r)) \cdot P(I, t) \quad (5.64)$$

$a(T)$ - a (termo de inibição da expressão 5.42) em função do tempo;

$P(T)$ - Produtividade em função do tempo;

$P(I, t)$ - Produtividade em função da luz e da temperatura (eq. 5.42);

T_i - Tempo de desenvolvimento da fotoinibição (corresponde ao período em que a fotoinibição atinge aproximadamente 63% do seu valor máximo e a partir do qual tende a estabilizar rapidamente);

T_r - Tempo necessário para que a resposta das algas à luz estabilize.

Quando a intensidade luminosa é muito inferior a I_{opt} o coeficiente a da expressão 5.42 é praticamente irrelevante no resultado da mesma. O limite da eq. 5.42 quando a tende para zero é uma expressão igual a 5.56. Quando a intensidade luminosa é superior a I_{opt} o referido coeficiente é responsável pelo declive negativo da curva $P-I$ (Eilers & Peeters, 1988). Para retardar a sua actuação em conformidade com a teoria de que a fotoinibição demora tempo a desenvolver-se, o seu valor é recalculado em função do tempo decorrido desde a última variação na intensidade luminosa para valores superiores a I_{opt} (eq. 5.63). Quando esse tempo for muito superior ao tempo necessário para que a fotoinibição estabilize, $a(T) = a$ (determinado da forma descrita acima).

O valor de a recalculado em cada passo do modelo é introduzido na eq. 5.42 para cálculo da produtividade. O valor obtido é aferido pela expressão 5.64. Importa no entanto referir que esta expressão só deve ser utilizada quando a intensidade luminosa varia entre zero e qualquer outro valor, pois de outro modo sempre que houvesse uma variação na intensidade luminosa a produtividade calculada seria nula durante algum tempo.

No presente estudo assumiram-se valores de T_i de 0 e 30 minutos e de T_r de 0 e 5 minutos. Sempre que se assumiram valores nulos utilizou-se somente a expressão 5.42

Material e métodos

para cálculo da produtividade horária. Investigou-se a importância destes parâmetros nas estimativas anuais de produtividade da espécie.

Previsão do comportamento dos parâmetros das curvas P-I em função da temperatura

Para testar as previsões do modelo relativamente ao comportamento de S e I_{opt} em função da temperatura efectuou-se um ajuste polinomial de segunda ordem sobre cada conjunto de resultados obtido a cada das temperaturas testadas (ver 5.2.2). S e I_{opt} foram estimados segundo um método análogo ao descrito anteriormente (equações 5.59 a 5.62) mas tendo só a intensidade luminosa como variável independente:

$$P = a_1 I + a_2 I^2 \quad (5.65)$$

$$\frac{\partial P}{\partial I} = a_1 + 2a_2 I = 0 \quad (5.66)$$

$$I_{opt} = -\frac{a_1}{2a_2} \quad (5.67)$$

O declive inicial foi assim calculado a partir da derivada da eq. 5.66 quando $I = 0$. Deste modo, obtiveram-se 5 curvas de produtividade em função da intensidade luminosa resultando em 5 declives e 5 valores de I_{opt} com os dados de cada dos pré-tratamentos.

O efeito da temperatura e da aclimatização na variância de S e I_{opt} foram testados através de uma ANOVA modelo I sem replicação. Consideram-se 5 níveis para a temperatura e 4 para as aclimatizações (4 pré-tratamentos). Previamente aplicou-se um teste de Tukey para verificar a ausência de interacções significativas entre os dois efeitos ao nível de confiança de 95% (Underwood, 1981). A utilização da ANOVA sem replicação para testar os dois efeitos não seria correcta de houvesse uma interacção significativa entre ambos, devido à ausência de replicação (Sokal & Rohlf, 1981).

Respiração

É geralmente aceite que a respiração tal como qualquer reacção bioquímica depende da temperatura (Margalef, 1977)(Fig. 5.04). No entanto, segundo Sand-Jensen (1988), a alga *Ulva lactuca* tem a capacidade de baixar a sua taxa respiratória para reduzir a intensidade luminosa de compensação e ter assim capacidade de crescer em condições de fraca luminosidade. O *G. sesquipedale* é uma espécie com capacidade para crescer sob intensidades luminosas baixas, sendo frequentemente uma das espécies dominantes nos fundos rochosos sub-tidais baixos (até 20 m de profundidade) da costa portuguesa. Deste modo, é admissível que possua adaptações semelhantes às observadas para a *Ulva lactuca* e possa regular a sua taxa respiratória em função da taxa fotossintética.

De uma forma geral, a velocidade das reacções químicas varia com a temperatura segundo uma função de Arrhenius (ver acima). No caso dos processos bioquímicos, a partir de certos limites que correspondem geralmente à desnaturação das enzimas envolvidas nas reacções, o efeito da temperatura é negativo (Odum, 1983).

No presente trabalho não foi possível obter um ajuste significativo de uma função de Arrhenius entre as taxas respiratórias e a temperatura para cada conjunto de dados obtidos a partir de cada das quatro aclimatizações empregues (cf. - 5.2.1). Em geral as taxas de respiração medidas apresentam uma grande variabilidade intra-amstral, que dificulta o ajuste de qualquer tipo de função. No entanto, foi possível obter relações empíricas entre o logaritmo natural da taxa respiratória e a temperatura para as algas provenientes da aclimatização de Inverno à profundidade simulada de 13 m e, da aclimatização de Verão à profundidade simulada de 9 m. As respectivas expressões serão apresentadas no capítulo de *Resultados e discussão*.

Material e métodos

A função de Arrhenius define uma curva com um crescimento exponencial até um patamar de saturação. O facto de se terem conseguido melhores ajustes com as referidas regressões pode dever-se ao facto de na gama de temperaturas testadas não se ter observado saturação da taxa respiratória.

Relativamente aos resultados obtidos com algas não sujeitas a aclimatização laboratorial foi possível ajustar uma função de Arrhenius depois de excluir o par de pontos correspondentes à taxa respiratória medida à temperatura mais baixa - 11°C.

Para calcular a taxa respiratória durante a Primavera ou Outono utilizam-se os resultados médios das equações calibradas para as situações de Inverno e Verão. Para efeitos de simulação assume-se que a taxa respiratória não depende da profundidade, dado que não foi possível obter ajustes adequados com as algas provenientes de todas as aclimatizações a ambas as profundidades simuladas.

Exsudação

Os valores de exsudação obtidos não permitiram a busca de qualquer tipo de relação com os parâmetros ambientais luz e temperatura. Deste modo, optou-se por utilizar os valores médios obtidos com as algas de cada das aclimatizações como uma função forçadora constante. A referida constante multiplica-se pela biomassa para obter o total exsudado (Fig. 5.04).

Mortalidade e quebra das frondes

A mortalidade e quebra das frondes são principalmente resultado do hidrodinamismo. É conhecido que estes fenómenos tendem a perder importância com a profundidade, facto que pode justificar-se com base no decréscimo da velocidade orbital induzida pela ondulação que faz com que a partir de certas profundidades (dependendo da

ondulação e da topografia do fundo) as algas experimentem somente correntes não induzidas pela ondulação (Koehl, 1986).

É praticamente impossível parameterizar a mortalidade e a quebra das frondes em função de outras variáveis ambientais, dada a sua grande variabilidade e a falta de rigor dos métodos utilizados na sua quantificação. No caso presente, utilizaram-se os resultados de medições e contagens efectuadas sobre algas etiquetadas para calcular as quebras ao longo do ano e as mortalidades (cf. - 5.1.3). A mortalidade média calculada conforme descrito acima (5.1.3) incorporou-se no modelo como uma função forçadora. Esta função exprime-se sob a forma de uma proporção que ao multiplicar-se pela biomassa permite calcular o valor total removido por morte das frondes (Fig. 5.04). Relativamente à quebra das algas a abordagem utilizada foi descrita em 5.1.5.

5.3.1.2 - Calibração

O modelo foi calibrado com base nos dados recolhidos no Cabo Espichel. O parâmetro utilizado na calibração foi o coeficiente de extinção da luz. A escolha do coeficiente de extinção como parâmetro de calibração baseou-se na elevada sensibilidade do modelo ao mesmo (Duarte & Ferreira, 1993) e na impossibilidade de se ter obtido um número representativo de medições do referido coeficiente.

5.3.1.3 - Validação

Comparar valores de biomassa estimados pelo modelo com valores obtidos por amostragem não é um bom critério de validação dada a grande heterogeneidade espacial e temporal da biomassa da espécie em estudo. Por estas razões a validação do modelo foi efectuada por comparação das estimativas de produtividade calculadas por simulação com as estimativas de produtividade obtidas pelos métodos descritos anteriormente (cf. - 5.1.4). Compararam-se ainda através de análises gráficas e de

Material e métodos

correlação as séries temporais de valores obtidos pelo modelo com as obtidas por amostragem para verificar se a dinâmica de biomassa prevista reproduzia adequadamente a observada.

5.3.1.4 - Análise de sensibilidade

A análise de sensibilidade pode assumir várias formas. Pode investigar-se a sensibilidade de um modelo às condições iniciais das variáveis de estado, ao tipo de funções matemáticas empregues, à estrutura do modelo (Platt *et al.*, 1981) e às funções forçadoras. Neste trabalho, a sensibilidade (Brylinsky, 1972) foi avaliada a partir das previsões de biomassa e produtividade obtidas com uma simulação *padrão* e as previsões obtidas após variar uma das condições cujo impacto no modelo se pretendia investigar. As condições padrão foram definidas de acordo com os resultados obtidos durante a realização do trabalho de campo e serão explicitadas no capítulo seguinte antes de se apresentarem os resultados do modelo.

Estudou-se a sensibilidade ao tipo de funções matemáticas empregues através da realização de simulações em que os parâmetros da função de produtividade (eq. 5.46) variaram em função do tempo por oposição a simulações em que se assumiram como estáticos (cf. - 5.3.1).

Quanto às condições iniciais, realizaram-se simulações em que as biomassas iniciais foram variadas de modo a abranger toda a variabilidade dos dados de campo. Deste modo, foi possível avaliar a forma como os erros de precisão cometidos nas medições de biomassa se propagam com as iterações do modelo.

No respeitante às funções forçadoras, fez-se variar o coeficiente de extinção da luz por forma a investigar o impacto das referidas variações nas previsões do modelo.

5.3.2 - Implementação informática segundo uma metodologia de programação orientada por objectos - utilização do EcoWin

Para a implementação do modelo utilizou-se o "software" EcoWin (Ferreira, *in press*). O EcoWin é um programa escrito em Turbo Pascal para WindowsTM segundo uma metodologia de programação orientada por objectos¹. Uma descrição detalhada sobre objectos, as suas características e formas de implementação em Turbo Pascal encontra-se em Rubenking (1992). A aplicação dos objectos à modelação ecológica é discutida por Silvert (1993) e por Ferreira (*in press*). Este último autor apresenta uma descrição detalhada da metodologia de programação utilizada na concepção do EcoWinTM. Para uma descrição sobre a utilização do EcoWinTM consultar Ferreira & Duarte (1994).

Os objectos são semelhantes aos registos utilizados em PASCAL. Os registos são variáveis estruturadas (Gottfried, 1988), ou seja, são constituídos por uma ou mais variáveis que podem ser de tipos diferentes, por exemplo, números reais, números inteiros ou caracteres. Estas variáveis podem ser alteradas durante a execução do programa por funções ou procedimentos contidos no mesmo. As propriedades mais relevantes dos objectos são as seguintes:

(i) Encapsulação

Ao contrário dos registos os objectos podem conter funções e procedimentos para transformar as suas variáveis. Deste modo, os objectos são entidades abstractas que contêm atributos (variáveis) que os definem e métodos que os transformam alterando as suas propriedades. Por exemplo, um objecto que defina um produtor primário poderá ter como um dos seus atributos a biomassa. Poderá ainda conter funções para cálculo

¹Na linguagem de programação C⁺⁺ os objectos são denominados por classes e os seus métodos por funções-membro (member functions).

Material e métodos

da produtividade primária, taxas respiratória, de exsudação e de mortalidade. Deste modo, pode ser utilizado para calcular a variação de biomassa em função do tempo com base em equações semelhantes às apresentadas na Tabela 5.02.

(ii) Hereditariedade

Os objectos podem ter descendentes. Quando um objecto é definido como descendente de outro, herda todas as variáveis e métodos do ascendente. Por exemplo, um objecto que defina um produtor primário pode ser ascendente de um objecto que defina a espécie *Gelidium sesquipedale*.

(iii) Polimorfismo

Os objectos são polimórficos. Isto significa que durante a execução do programa quando um objecto descendente de outro é endereçado, são sempre as variáveis e métodos do descendente que são utilizados e não os do ascendente. Tratando-se de objectos dinâmicos, o descendente é invocado por referência à classe base. Desta forma, a posterior implementação de um novo descendente é facilmente enquadrada no programa.

(iv) Modularidade

Os objectos são unidades funcionais. É boa prática de programação fazer modificações nas variáveis de um objecto somente através dos métodos do mesmo. Esta metodologia ajuda a evitar os erros e facilita a sua identificação. Por exemplo, se um objecto herbívoro "comer" parte da biomassa de um objecto produtor primário, a modificação da biomassa deste deve ser efectuada por um método contido no mesmo e solicitado pelo herbívoro.

(v) Reutilização

Os objectos são reutilizáveis, pois a sua modularidade facilita a integração noutros programas com poucas ou nenhuma modificação. A utilização de objectos por diferentes utilizadores não implica que todos conheçam todas as partes do código que estão a utilizar.

No âmbito deste trabalho desenvolveu-se um objecto abstracto denominado "Produtor primário". Este objecto foi criado com o propósito de facilitar a concepção futura de objectos descendentes (quaisquer espécies de produtores primários aquáticos) por herança directa de muitas das variáveis e funções definidas no produtor primário. Entre as suas variáveis mais importantes encontram-se as seguintes:

- Biomassa;
- Parâmetros das curvas de produtividade *versus* intensidade luminosa;
- Factores de conversão entre clorofila e carbono, clorofila e biomassa, peso seco e peso fresco, peso seco e carbono, peso seco e azoto e peso seco e fósforo;

Qualquer das variáveis acima mencionadas é inicializada por cada um dos descendentes do objecto produtor primário.

Entre as funções mais relevantes que o produtor primário contém encontram-se as seguintes:

- Abertura e leitura de ficheiros com séries espaciais e temporais de dados relevantes para a produtividade primária (parte destas funções são por sua vez herdadas de outros objectos de que o produtor primário descende);
- Cálculo da intensidade luminosa a qualquer profundidade em função do seu valor à superfície, do percurso óptico da luz e da turbidez da água;

Especificamente para este trabalho desenvolveram-se três objectos denominados `Gelidium_sesquipedale`, `Gelidium_sesquipedale1` e `Gelidium_sesquipedale2`. O

Material e métodos

Gelidium_sesquipedale contem somente algumas variáveis e procedimentos genéricos. O Gelidium_sesquipedale1 é descendente directo do Gelidium_sequipedale e o Gelidium_sesquipedale2 é descendente directo do Gelidium_sesquipedale1. A diferença entre o Gelidium_sesquipedale1 e o Gelidium_sesquipedale2 reside somente na forma como a produtividade é calculada. No primeiro utiliza-se a expressão 5.42 calibrada com algas sujeitas aos diferentes tipos de aclimatização anteriormente descritos (cf. - 5.2.1). No segundo a expressão 5.42 é combinada com as expressões 5.63 e 5.64 para que a resposta à luz e a fotoinibição sejam dependentes do tempo. Este descendente foi desenvolvido com o intuito de avaliar a importância que o tempo de resposta e desenvolvimento da fotoinibição podem ter nos cálculos globais do modelo.

As variáveis de que os objectos necessitam são as seguintes:

- Gama de profundidades que se pretende utilizar nos cálculos;
- Número de classes de comprimento a utilizar e respectivas dimensões, biomassas e densidades;
- Amplitudes das marés;
- Intensidade luminosa;
- Temperatura.

Os valores destas variáveis são introduzidos em ficheiros ASCII e lidos pelo EcoWin no início de execução do mesmo.

As variáveis que o objecto devolve por escolha do utilizador são as densidades numéricas ou de biomassa de cada das classes de comprimento, a produção de matéria orgânica dissolvida e particulada, a perda de biomassa devida à respiração, a produtividade bruta e a produtividade líquida. Os resultados do modelo são gravados num ficheiro ASCII.

O consumo de nutrientes depende não só da sua concentração no meio circundante mas também da razão C:N:P das algas, conforme demonstrado para várias espécies (D'Elia & DeBoer, 1978; Duke *et al.*, 1989) e pode ser estimado com o modelo a partir do conhecimento da produtividade bruta e das razões de Redfield do *G. sesquipedale*, determinadas no presente trabalho (cf. - 5.1.6).

Os objectos *Gelidium_sesquipedale* e seus descendentes contêm métodos para calcular a taxa fotossintética em função da intensidade luminosa e da temperatura, a taxa respiratória em função da temperatura e a taxa de exsudação, de mortalidade e de quebra das frondes conforme descrito anteriormente (cf. - 5.3.1).

No âmbito deste estudo foi também desenvolvido um objecto denominado "Man", que permite simular a interferência do homem no sistema. No presente trabalho foi criado um descendente daquele objecto com o propósito de simular a apanha industrial de algas. Este objecto denominado "Man_Espichel" permite testar dinamicamente diferentes estratégias de exploração do *G. sesquipedale* com o objectivo de minimizar o impacte da mesma no crescimento da espécie e de maximizar a biomassa recolhida.

As variáveis de que este objecto necessita são as seguintes:

- Datas julianas do início e final de cada época de apanha de algas;
- Tamanho mínimo de corte das algas.

A variável que devolve é o valor cumulativo de biomassa recolhida em g de peso seco por m².

O código fonte dos objectos "Produtor primário", "Gelidium_sesquipedale", "Gelidium_sesquipedale1", "Gelidium_sesquipedale2" e "Man_Espichel" encontra-se no ANEXO 7. O código apresentado só pode ser utilizado quando integrado no programa EcoWin™(Ferreira, *in press*).

6 - RESULTADOS E DISCUSSÃO

6.1 - Caracterização da população de *G. sesquipedale* do Cabo Espichel

Nos parágrafos seguintes proceder-se-á a uma descrição sucinta da população de *G. sesquipedale* do Cabo Espichel, a nível de alguns parâmetros demográficos, da sua composição química e da sua produtividade. Os resultados apresentados servirão essencialmente para no final do capítulo se discutir os resultados do modelo matemático desenvolvido neste trabalho.

6.1.1 - Estrutura populacional e remoção de biomassa

Na Fig. 6.01 pode observar-se a variação da densidade de biomassa do *G. sesquipedale* entre Julho de 1989 e Outubro de 1991. Os máximos registam-se nos meses de Verão e os mínimos nos meses de Inverno. Resultados semelhantes são reportados em Juanes & Borja (1991) para o Norte de Espanha. Os valores máximos obtidos durante o Verão encontram-se dentro dos valores médios observados por Borja (1987 a e b) no Norte de Espanha - entre 390 a 585 g(p.s.) m⁻².

Na Fig. 6.02 pode observar-se a variação de biomassa do *G. sesquipedale* e das algas epífitas entre Maio de 1990 e Outubro de 1991. Entre estas o *Plocamium coccineum*, a *Asparagopsis armata* e a *Dyctiota dichotoma* são as espécies mais abundantes. A biomassa das epífitas pode superar a do *Gelidium* nalguns meses de Primavera e durante o Verão quando o hidrodinamismo é menos acentuado. Durante o Inverno a sua biomassa é inferior à do *Gelidium*. Entre aquelas espécies o *P. coccineum* é sem dúvida a mais representativa podendo nalguns casos constituir a totalidade da massa de epífitas presentes no local de estudo.

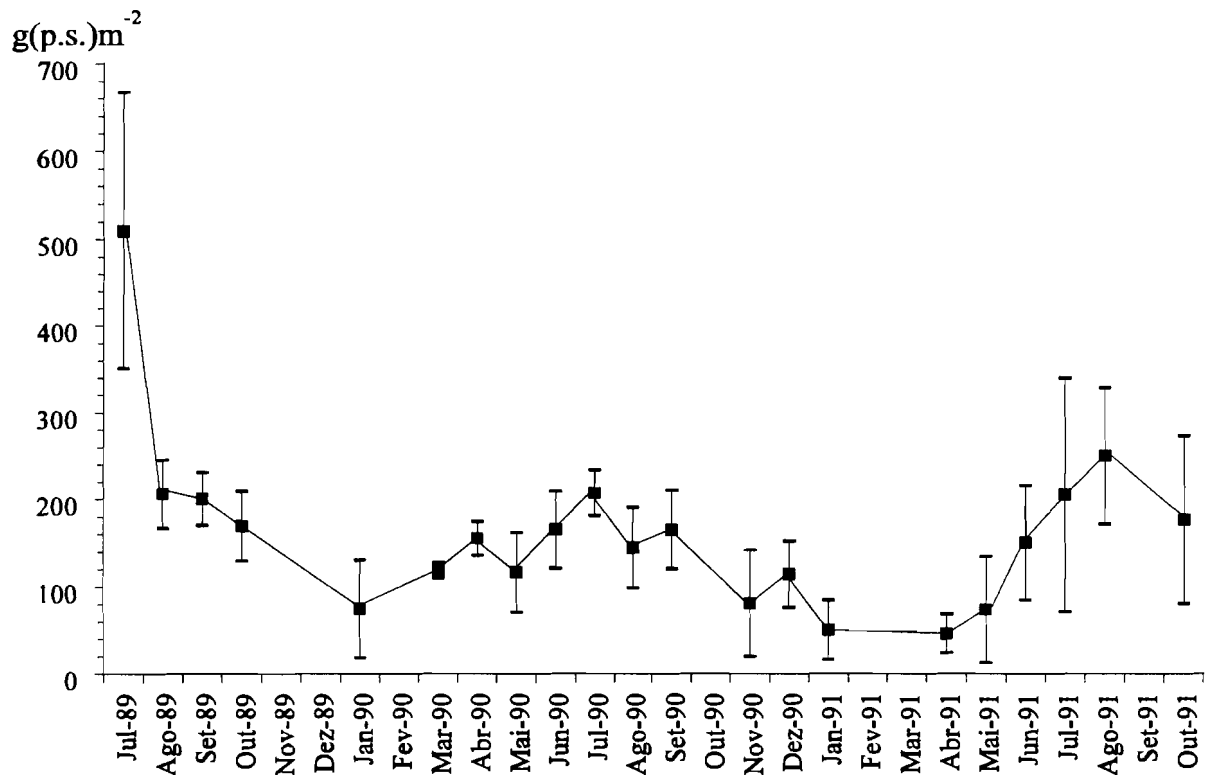


Fig. 6.01 - Variação da densidade de biomassa (peso seco) ao longo de 27 meses de colheitas e respectivos limites de confiança ao nível de significância de 95%.

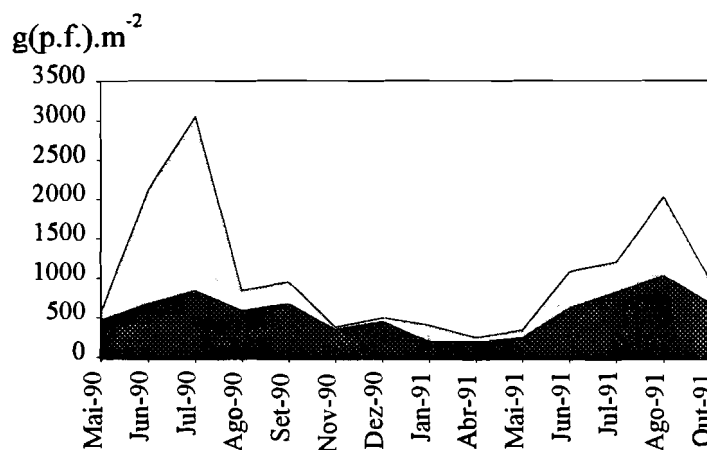


Fig. 6.02 - Variação do peso fresco do *Gelidium sesquipedale* ■ e epífitas □. A biomassa das epífitas é dada pela diferença entre os dois contornos

Não há evidência de que as epífitas afetem significativamente o crescimento do *G. sesquipedale* através de mecanismos de competição interespecífica, conforme verificado pela comparação do crescimento de frondes de *Gelidium* etiquetadas com e sem epífitas (Duarte & Ferreira, 1993; Santos, 1993a).

Resultados e discussão

Nas Figs. 6.03 e 6.04 pode observar-se a variação da densidade de biomassa e da densidade numérica entre Maio de 1990 e Outubro de 1991, das 4 classes consideradas (cf. - 5.1.2). As algas das classes 2, 3 são dominantes em termos de biomassa. A classe 1 é dominante em termos de densidade numérica à excepção dos meses de Verão, em que a classe 2 pode ter mais indivíduos. Regista-se um aumento da importância relativa das frondes de maiores dimensões da Primavera até ao final do Verão, explicado pelas maiores taxas de crescimento características deste período (Santos, 1993a). Daí em diante observa-se uma tendência contrária.

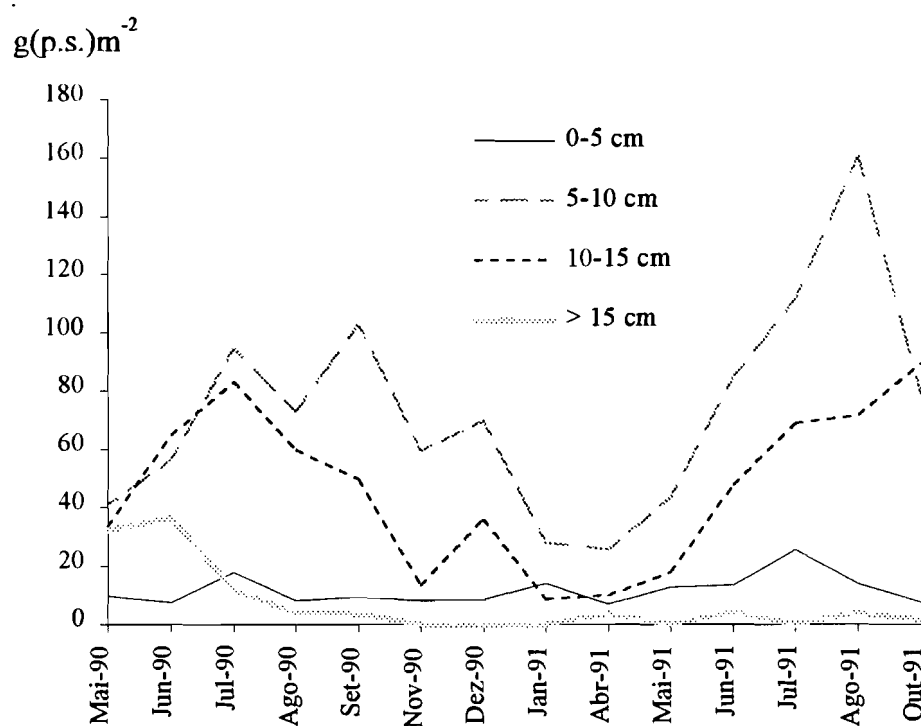


Fig. 6.03 - Variação da densidade de biomassa das quatro classes consideradas.

As frondes de maiores dimensões quebram-se mais do que as de menores dimensões, quer a nível do número de frondes quebradas (Fig. 6.05) quer a nível da redução de tamanho das mesmas (Fig. 6.06). Este fenómeno explica-se pelo facto de as frondes de maiores dimensões estarem sujeitas a maiores forças de arrastamento induzidas pela ondulação e pelas correntes (Koehl, 1986; Denny, 1988). A correlação entre a mortalidade e o comprimento das frondes não é significativa ($p > 0.05$). Santos (1993a)

obteve um resultado semelhante ao analisar os resultados correspondentes ao período compreendido entre Agosto de 1989 e Setembro de 1990.

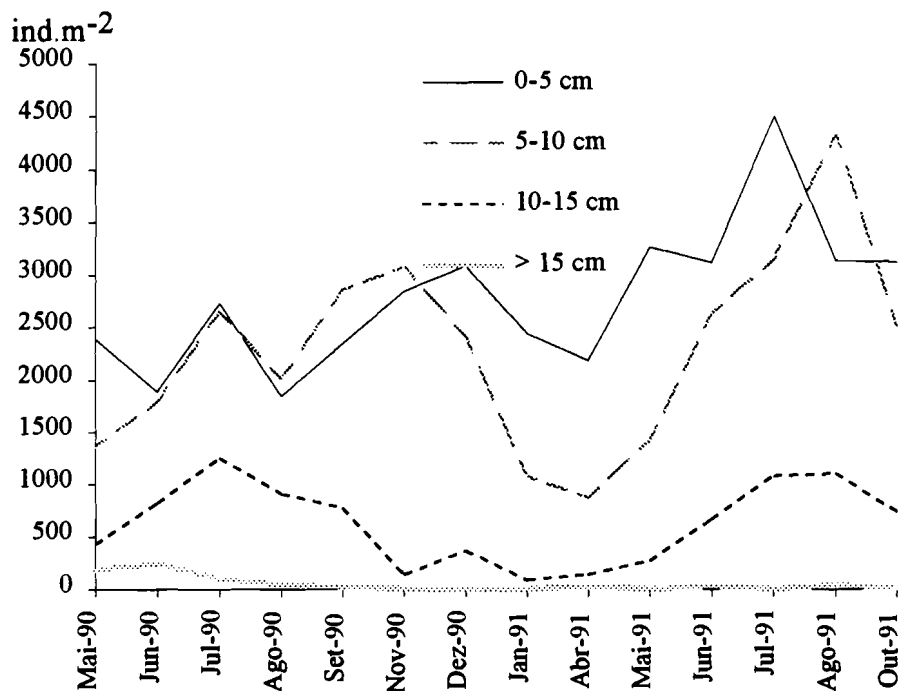


Fig. 6.04 - Variação da densidade numérica das quatro classes consideradas.

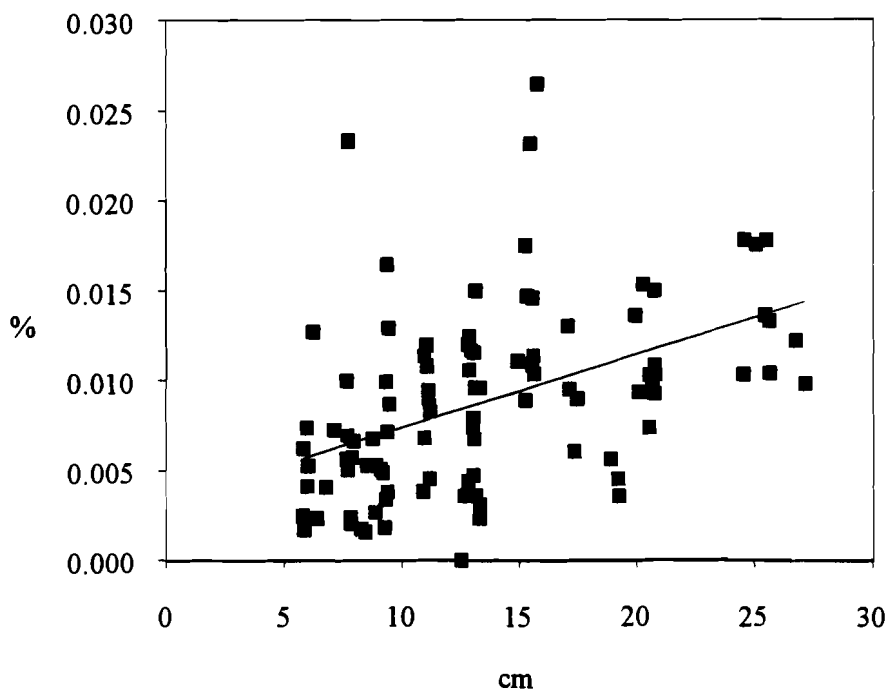


Fig. 6.05 - Percentagem média diária de frondes quebradas em função do seu comprimento inicial (ver texto). A recta de regressão $y = 0.0033 + 0.0004.x$ é significativa ($p < 0.05$).

Resultados e discussão

A mortalidade (Fig. 6.07) não parece seguir um padrão ao longo do ano, apresentando alguns dos valores mais elevados em meses de Verão. Durante o Inverno, altura em que o hidrodinamismo é mais elevado a mortalidade não atinge valores tão elevados como os máximos registados entre Agosto e Setembro de 1990 e entre Junho e Julho de 1991. O primeiro máximo poderá ter sido devido à recolha de algas no local de estudo por apanhadores profissionais (Santos, 1993a). Quanto ao segundo não se encontrou nenhuma explicação para a sua ocorrência. No entanto, considerando que ambos os máximos ocorreram em alturas de grandes abundâncias de biomassa (Fig. 6.01) com predominâncias das algas de maiores dimensões (Fig. 6.03), mais sujeitas às forças de arrastamento induzidas pelas ondas (Koehl, 1986) é provável que nestes períodos possam ocorrer percas consideráveis de biomassa quando ocorre um agravamento repentino do estado do mar.

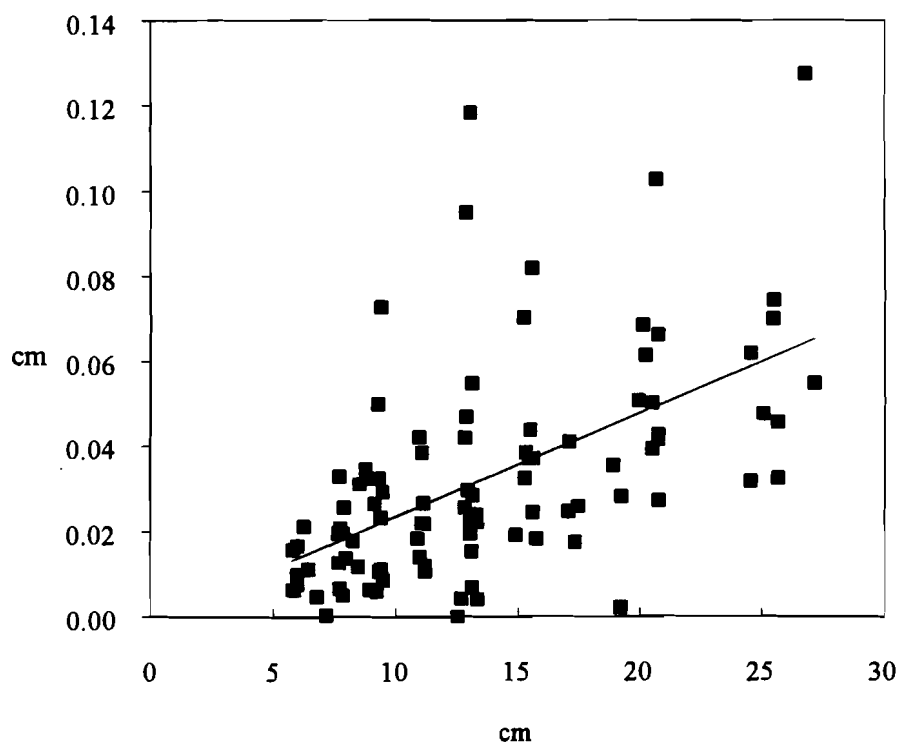


Fig. 6.06 - Redução do tamanho das frondes em função do seu comprimento inicial. A recta de regressão $y = 0.0024.x$ é significativa ($p < 0.05$).

De facto, a quebra das frondes parece estar mais relacionada com a abundância de algas de maiores dimensões do que com qualquer outro efeito sazonal. Os máximos

observados registraram-se nos períodos de Junho a Julho de 1990 e 1991, alturas em que as abundâncias numéricas e de biomassa das classes 3 e 4 atingiram alguns dos seus valores mais elevados (figs 6.03 e 6.04).

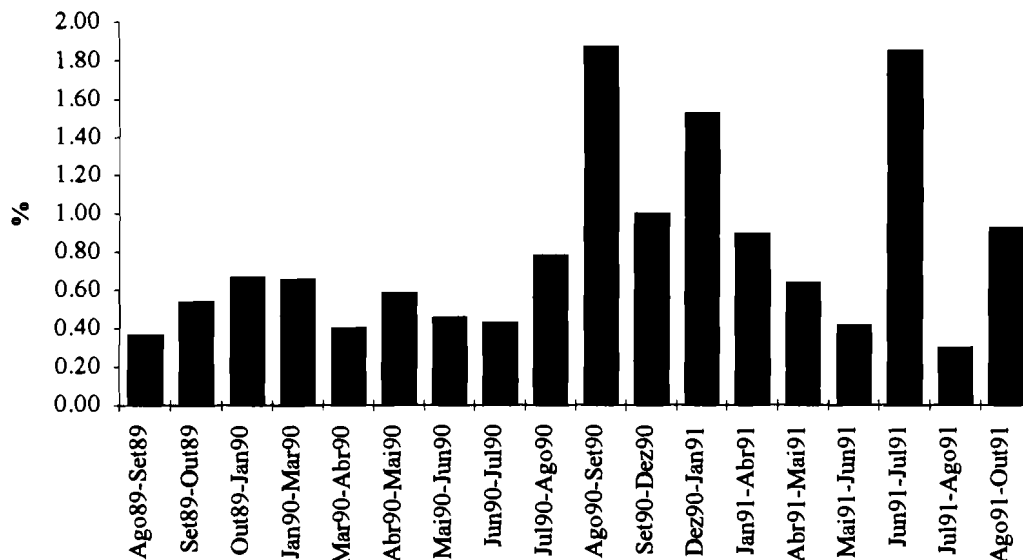


Fig. 6.07- Taxa de mortalidade diária entre Agosto de 1989 e Outubro de 1991.

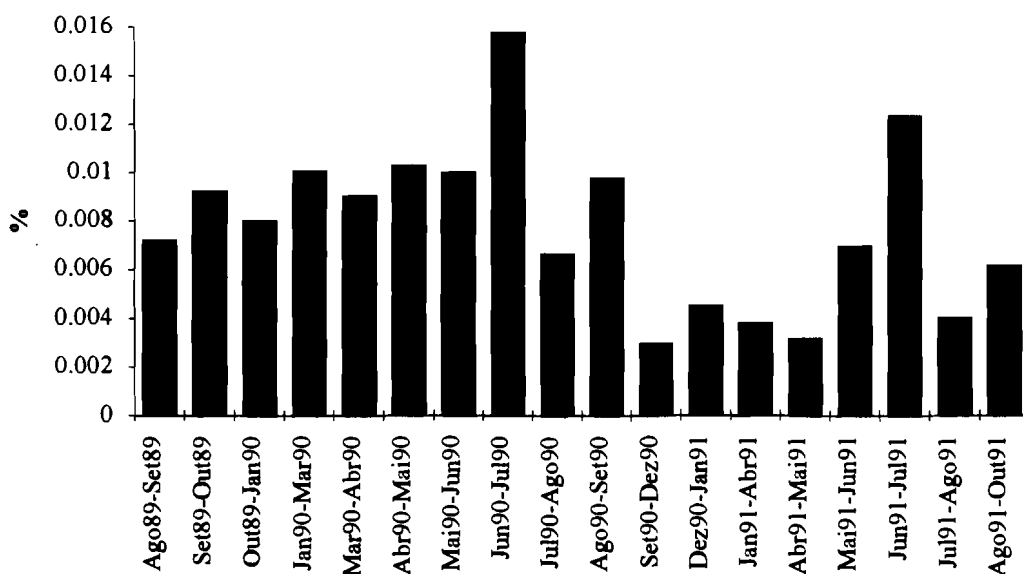


Fig. 6.08 - Percentagem diária de frondes quebradas entre Agosto de 1989 e Outubro de 1991.

6.1.2 - Produtividade primária e teores em azoto e fósforo

A variação da produtividade líquida anual calculada pelo método de Wiegert & Evans (1964) e pelo método desenvolvido neste estudo (cf. - 5.1.5) apresenta-se na Fig. 6.09. O primeiro método, por considerar todas as variações de biomassa em valor absoluto não prevê produtividades negativas. Qualquer variação de biomassa é considerada biomassa produzida, por forma a compensar o desconhecimento sobre a biomassa removida, comum a grande parte das determinações de produtividade (Murthy *et al.*, 1986). Este método tende a subestimar a produtividade quando a variação de biomassa é positiva, por não considerar a biomassa removida. Quando a variação de biomassa é negativa tende a sobrestimar a produtividade por assumir que a referida variação corresponde a biomassa produzida e removida no intervalo de tempo em que ocorreu.

O segundo método, desenvolvido neste estudo, utiliza estimativas de biomassa removida por mortalidade e quebras das frondes (cf. - 5.1.5) e é supostamente mais exacto do que o primeiro. Os resultados de produtividade podem assumir valores negativos, quando a fotossíntese não é suficiente para compensar a perda de biomassa através dos processos de respiração e exsudação.

Em função dos resultados obtidos (Fig. 6.09) constata-se que a produtividade líquida assumiu valores negativos durante o Outono e Inverno. Este resultado confirma-se em 6.3.2 com base nas intensidades luminosas de compensação.

Na tabela. 6.01 apresentam-se os valores anuais de produtividade estimados pelos dois métodos, bem como as estimativas de biomassa removida por mortalidade e quebras das frondes. De acordo com os resultados obtidos o método de Wiegert & Evans (1964) tende no caso presente a sobrestimar a produtividade.

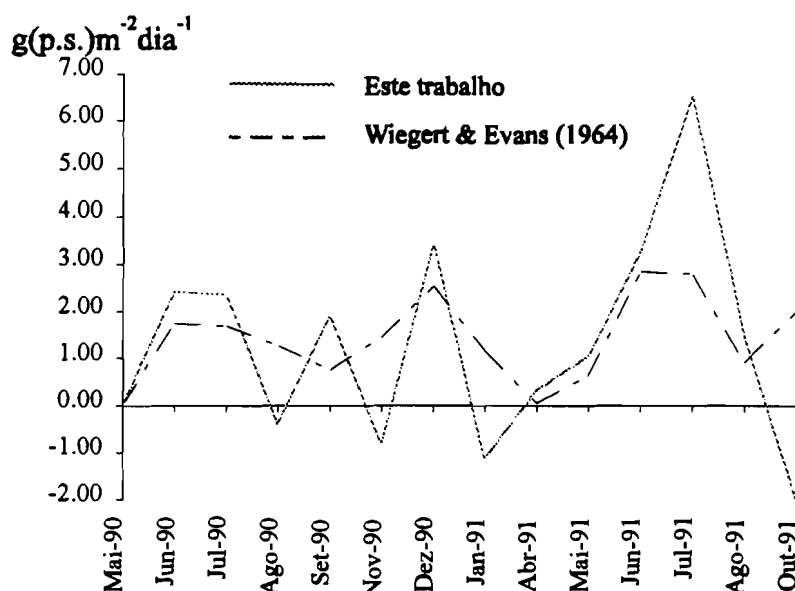


Fig. 6.09 - Variação da produtividade líquida média diária entre Maio de 1990 e Outubro de 1991 calculada pelo método de Wiegert & Evans (1964) e pelo método descrito neste trabalho (ver texto).

Tabela 6.01 - Produtividade líquida, mortalidade e remoção de biomassa por quebra das frondes. Todos os valores em g(Peso seco)m⁻²ano⁻¹. Cálculos efectuados entre Maio de 1990 e Maio de 1991.

	PL	Mortalidade	Quebras	Referências
Método 1	386.0	-	-	Wiegert & Evans (1964)
Método 2	162.5	204.2	1.0	Este trabalho

A produtividade líquida anual estimada pelo método desenvolvido neste estudo é inferior ao total de biomassa perdida por mortalidade e quebras das frondes, o que confirma a importância destes processos na dinâmica populacional e produção da espécie. As perdas por erosão parcial ou quebra das frondes são insignificantes quando comparadas com as perdas por mortalidade. Os valores de produtividade são inferiores aos obtidos por Seoane-Camba (1969) *fide* Santelices (1991) para o Norte de Espanha - entre 450 a 600 g m⁻² ano⁻¹. No entanto as densidades de biomassa medidas por aquele autor eram entre 2 a 4 vezes superiores às registadas no Cabo Espichel o que explica claramente as diferenças nas estimativas.

Resultados e discussão

Importa salientar que a mortalidade pode corresponder essencialmente à quebra das frondes até a dimensões muito reduzidas. Em tais casos, as etiquetas utilizadas na marcação das algas tendem a perder-se, pois as plantas de menores dimensões não são ramificadas, facilitando a saída das mesmas. Além disso, e considerando que pelas razões apresentadas anteriormente (cf. - 5.1.3), só foi possível etiquetar algas de comprimento superior a 4 cm, a mortalidade deve ser entendida como o desaparecimento de plantas superiores àquele tamanho, podendo parte ou mesmo a totalidade das mesmas permanecer na população após redução considerável do seu comprimento. Neste caso, parte da biomassa que se assume perdida no cálculo da produtividade permanece na população, tendendo por isso a mortalidade a ser sobrestimada.

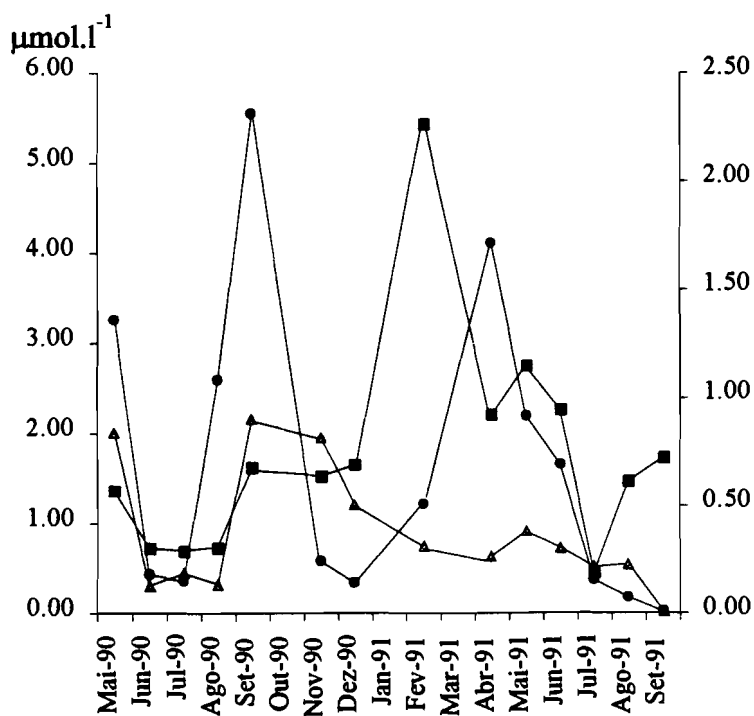


Fig. 6.10 - Concentrações de nutrientes no Cabo Espichel. Amónia—▲—, nitrato+nitrato—■— (eixo da esquerda) e fosfato—●— (eixo da direita).

Analisando as variações das concentrações de nutrientes (Fig. 6.10) pode verificar-se que os valores mais baixos se registam durante os meses de Verão, altura em que mais provavelmente podem limitar a produção primária. Os resultados obtidos com a frequência mensal utilizada neste estudo não são suficientes para a realização de uma

análise muito detalhada das referidas variações. As macroalgas são um elemento integrador das mesmas através da capacidade que têm para a acumulação de diferentes substâncias nutritivas (Mann, 1973; Fredriksen & Rueness, 1989). A limitação da produção primária por nutrientes decorre directamente dos teores em que se encontram nas macroalgas e não no meio circundante (Fujita *et al.*, 1989) (cf. - 4.3.1.1).

Nas Figs.6.11 e 6.12 pode observar-se a variação do teor em azoto e fósforo das algas colhidas na zona de estudo, entre Maio de 1990 e Outubro de 1991. Indicam-se também os níveis críticos, correspondentes a limitação por um ou outro elemento e os níveis mínimos, abaixo dos quais não ocorre aumento de biomassa (Lyngby, 1990). Os teores em fósforo encontram-se sempre abaixo dos valores limitantes, enquanto que os de azoto não são limitantes excepto numa ocasião (Setembro de 1990). Em função do exposto parece provável que o fósforo seja um elemento limitante da produção primária do *G. sesquipedale* no Cabo Espichel.

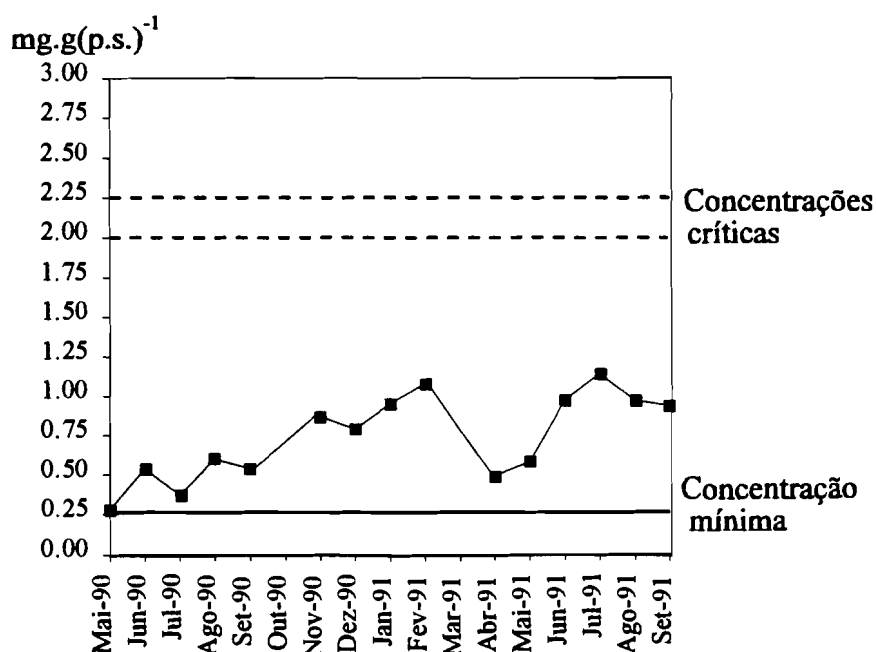


Fig. 6.11 - Variação do teor em fósforo. A linha contínua marca a concentração mínima (Lyngby, 1990) (ver texto).

Resultados e discussão

Na Fig. 6.13 apresentam-se os resultados de produtividade bruta em função da intensidade luminosa e da temperatura. Neste caso, os valores de produtividade foram medidos por métodos de incubação, conforme descrito em 5.1.4. A intensidade luminosa submarina à profundidade de realização das incubações -9 m - foi calculada de acordo com descrição anterior (cf. - 5.3.1.1). Parece evidente a existência de uma sinergia entre a temperatura e a intensidade luminosa. Para intensidade luminosas semelhantes a produtividade aumenta com a temperatura. Este resultados sugerem que este parâmetro pode ser um factor limitante da produtividade da espécie em estudo.

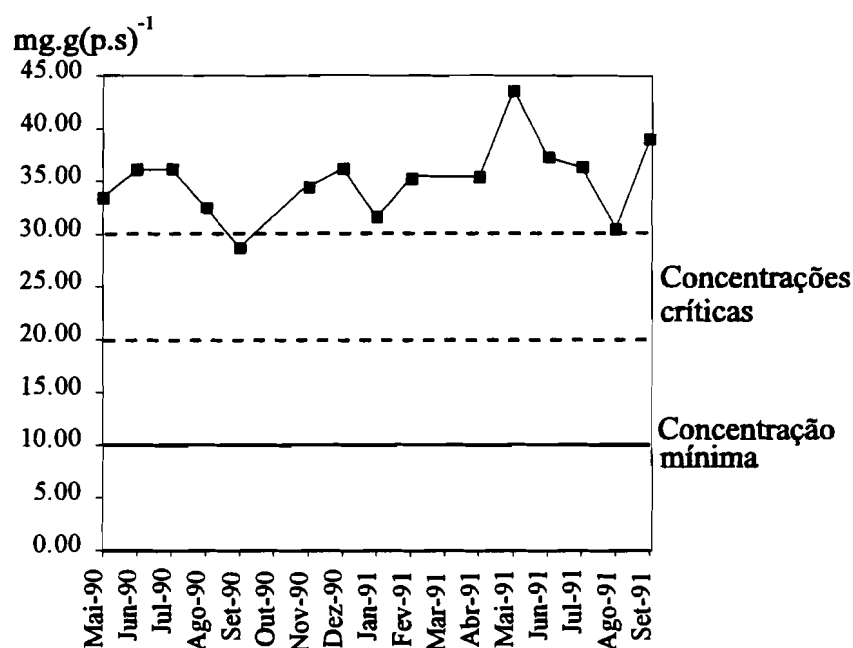


Fig. 6.12 - Variação do teor em azoto. A linha contínua marca a concentração mínima, as duas linhas descontínuas delimitam os valores críticos (Lyngby, 1990) (ver texto).

Os valores respeitantes à respiração e à produtividade líquida utilizados para o cálculo da produtividade bruta apresentam-se na tabela 6.02. Estes resultados encontram-se bem dentro dos limites reportados por Buesa (1977) para as Rodofíceas. Na mesma tabela apresentam-se alguns valores de produtividade líquida obtidos para as principais epífitas do *G. sesquipedale*. Estes resultados foram obtidos exactamente nas mesmas condições e são largamente superiores aos registados para o *Gelidium*. Estas diferenças permitem compreender o crescimento explosivo das epífitas, especialmente durante a Primavera e Verão.

Os valores máximos de produtividade bruta obtidos para o *G. sesquipedale* foram de $1.50 \text{ mgC g}^{-1} \text{ h}^{-1}$. Estes máximos registaram-se a temperaturas superiores a 18°C e a intensidades luminosas entre os 200 e os $300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ de fotões e são muito semelhantes aos valores reportados por Torres *et al.* (1991) para a mesma espécie em medições efectuadas em laboratório. Multiplicando os valores de produtividade líquida expressos em $\text{mgC g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ pela biomassa presente no terreno, pode calcular-se a produtividade em $\text{g m}^{-2} \text{ h}^{-1}$. Assim, se se considerar uma biomassa de 100 g m^{-2} e uma produção líquida horária igual ao máximo obtido durante as experiências de incubação - $1.44 \text{ mgC g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ - obtém-se uma produção de $0.144 \text{ gC m}^{-2} \text{ h}^{-1}$. Se se admitir que durante um dia a produção líquida média horária é metade do referido valor, obtém-se um valor total próximo de $1.7 \text{ gC m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$.

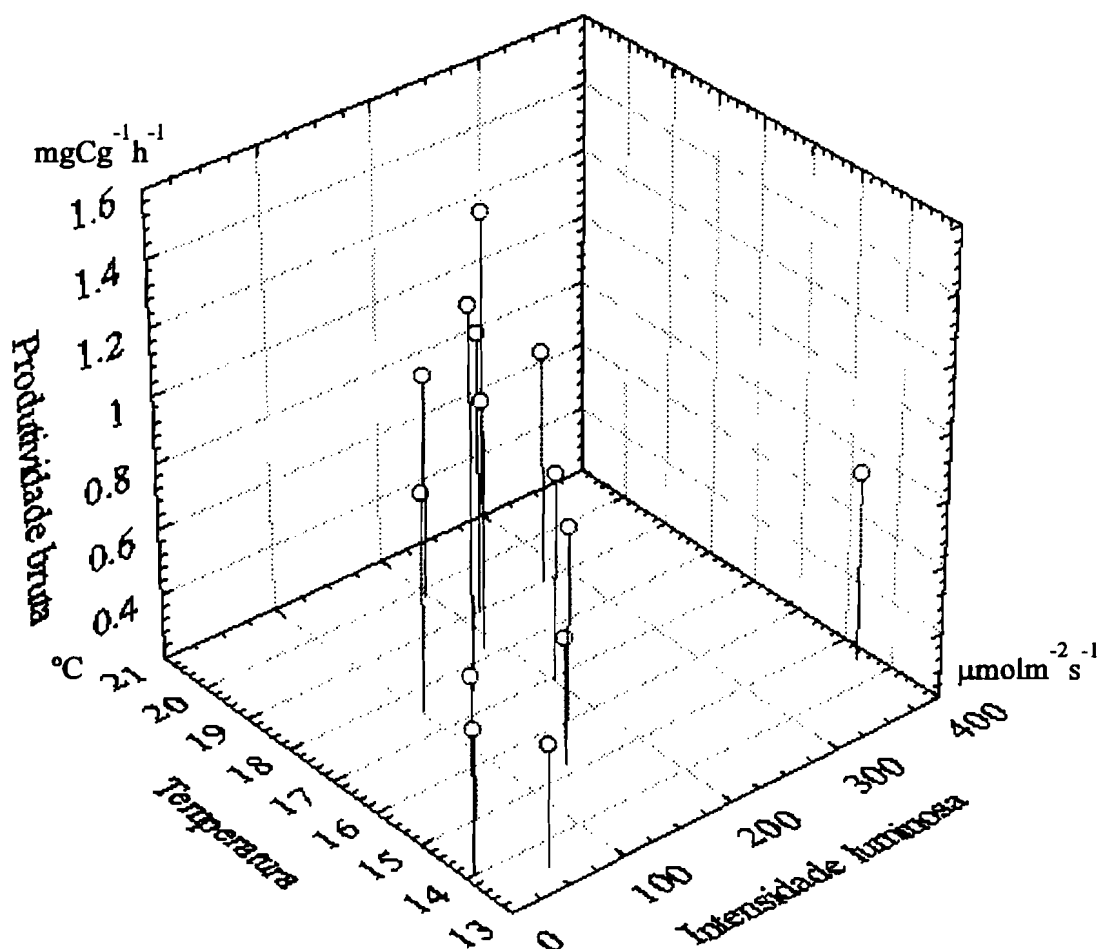


Fig. 6.13 - Produtividade bruta em função da intensidade luminosa e da temperatura. Medições efectuadas no mar (ver texto).

Resultados e discussão

Dado que o teor médio do *G. sesquipedale* em Carbono é cerca de 42%, então a produção seria de cerca de 4 g(p.s.)m⁻² dia⁻¹. Este valor encontra-se bem dentro dos níveis de produção líquida sintetizados na Fig. 6.09 e calculados a partir das diferenças de biomassa. O cálculo apresentado é apenas uma aproximação, pois para ser efectuado com rigor ao longo de um ano torna-se indispensável o recurso à modelação matemática, de forma a simular a variação da intensidade luminosa ao longo do tempo e as consequentes variações da produtividade primária.

Tabela 6.02 - Resultados das medições de produtividade líquida (PL) e taxas respiratórias (R) obtidos através de incubações realizadas no mar a 9 m de profundidade e respectivos limites de confiança (nível de significância de 95%). Todos os valores em mgC g⁻¹ h⁻¹.

	<i>Gelidium sesquipedale</i>	<i>Asparagopsis armata</i>	<i>Dyctiota dichotoma</i>	<i>Plocamium coccineum</i>
	PL	R	PL	PL
Mai-90	0.76±0.08	0.15±0.06		
Jun-90	0.49±0.12	0.38±0.04		2.43±0.43
Jul-90	1.32±0.29	0.03±0.00	2.24±0.89	6.48±0.68
Ago-90	0.89±0.07	0.16±0.03	2.92±0.18	3.40±0.48
Set-90	1.44±0.09	0.06±0.03		
Nov-90	0.73±0.06	0.10±0.01		
Dez-90	0.55±0.07	0.03±0.02		
Fev-91	0.53±0.04	0.04±0.01		
Abr-91	0.70±0.16	0.09±0.02		
Mai-91	0.38±0.12	0.09±0.02		
Jun-91	0.65±0.05	0.12±0.02		
Jul-91	0.66±0.08	0.13±0.02		
Ago-91	0.72±0.09	0.17±0.02		
Set-91	0.72±0.11	0.11±0.02		

6.3 - Ensaios laboratoriais

6.3.1 - Verificação do modelo de produtividade

Nos parágrafos seguintes apresentam-se os resultados referentes à verificação da estrutura do modelo de produtividade desenvolvido no presente estudo (cf. - 5.3.1.1). Uma parte significativa dos resultados apresentados são discutidos em Duarte (*in press.*).

6.3.1.1 - Influência da luz e da temperatura nos parâmetros do modelo de produtividade.

Os resultados obtidos com as análises de variância para testar o efeito separado da aclimatização e da temperatura nos declives iniciais e nas intensidades luminosas óptimas, estimados por regressões polinomiais conforme descrito anteriormente (cf. - 5.3.1.1), levaram à rejeição das hipóteses nulas sobre a ausência de efeitos significativos da temperatura e da aclimatização no declive inicial e confirmaram as hipóteses nulas respeitantes ao efeito dos mesmos parâmetros na intensidade luminosa óptima (Tabelas. 6.03 e 6.04). Estes resultados confirmam as previsões do modelo de produtividade (eq. 5.42) no respeitante à independência de I_{opt} em relação à temperatura e à dependência do declive inicial relativamente ao mesmo parâmetro (cf. - 5.3.1.1). Uma análise de regressão linear entre o logaritmo natural dos referidos declives (Fig. 6.14) e o inverso da temperatura confirma a existência de uma relação exponencial entre aqueles parâmetros ($p < 0.05$), tal como previsto pelo modelo para temperaturas inferiores aos valores óptimos.

Efectuaram-se também análises de regressão entre o logaritmo natural dos valores de produtividade obtidos à intensidade luminosa máxima empregue nos ensaios laboratoriais - $269.8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de fotões - e o inverso da temperatura. Optou-se

Resultados e discussão

pelos resultados obtidos à intensidade máxima por neste caso a variabilidade dos valores de produtividade depender menos da intensidade luminosa e mais da temperatura sobretudo se não houver outros factores limitantes (cf. - 5.3.1.1) As regressões efectuadas separadamente sobre os quatro conjuntos de resultados obtidos com as aclimatizações empregues (cf. - 5.2.1), são todas significativas (Fig. 6.15). A percentagem de variabilidade explicada pelas rectas de regressão é em todos os casos igual ou superior a 80%. Estes resultados confirmam a adequabilidade da função de temperatura do modelo de produtividade.

Tabela 6.03 - Análise de variância ("Two-way" sem replicação) para testar o efeito da temperatura e da aclimatização no declive inicial das curvas *P-I* (ver texto).

<i>Efeito</i>	<i>Soma dos quadrados dos desvios</i>	<i>Graus de liberdade</i>	<i>Desvios médios quadráticos</i>	<i>F</i>	<i>Valor de P</i>
Temperaturas	$74 \cdot 10^{-6}$	4	$1.8 \cdot 10^{-5}$	18.019	$5.2 \cdot 10^{-5}$
Aclimatizações	$11 \cdot 10^{-6}$	3	$3.7 \cdot 10^{-6}$	3.585	$4.66 \cdot 10^{-6}$
Erro	$12 \cdot 10^{-6}$	12	$1 \cdot 10^{-6}$		
Total	$97 \cdot 10^{-6}$	19			

Tabela 6.04 - Análise de variância ("Two-way" sem replicação) para testar o efeito da temperatura e da aclimatização na intensidade luminosa óptima das curvas *P-I* (ver texto).

<i>Efeito</i>	<i>Soma dos quadrados dos desvios</i>	<i>Graus de liberdade</i>	<i>Desvios médios quadráticos</i>	<i>F</i>	<i>Valor de P</i>
Temperaturas	5872.49	4	1468.120	1.8142	0.191
Aclimatizações	986.97	3	328.989	0.4065	0.751
Erro	9710.85	12	809.237		
Total	16570.30	19			

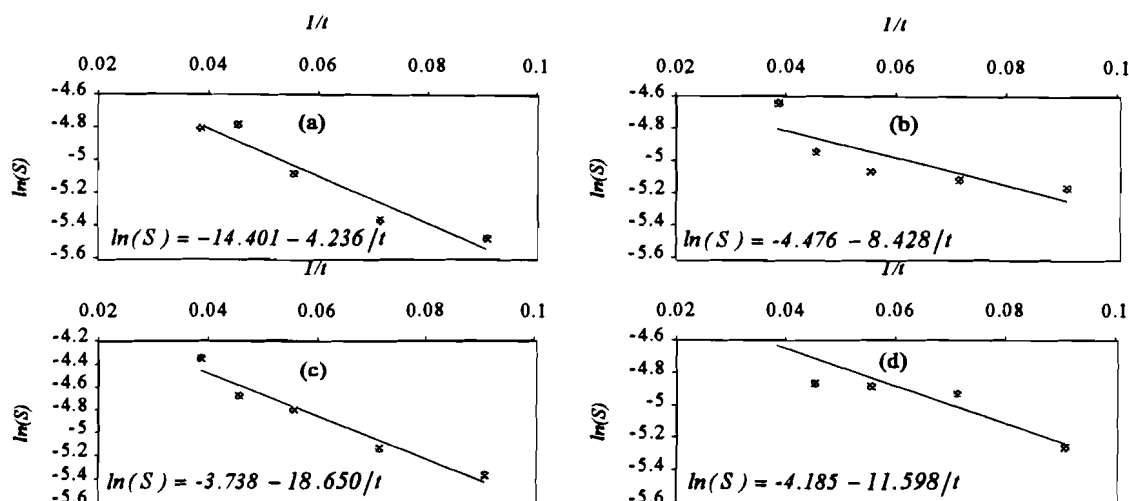


Fig. 6.14. - Regressões lineares (Modelo I) entre o inverso da temperatura e o logaritmo natural do declive inicial. Todas as regressões são significativas (ANOVA $p < 0.01$). (a) e (b) - Resultados obtidos com algas aclimatizadas a condições de Inverno e a uma intensidade luminosa correspondente a 13 m e 9 m de profundidade, respectivamente. (c) e (d) - Resultados obtidos com algas aclimatizadas a condições de Verão e a uma intensidade luminosa correspondente a 13 e 9 m de profundidade, respectivamente (ver texto).

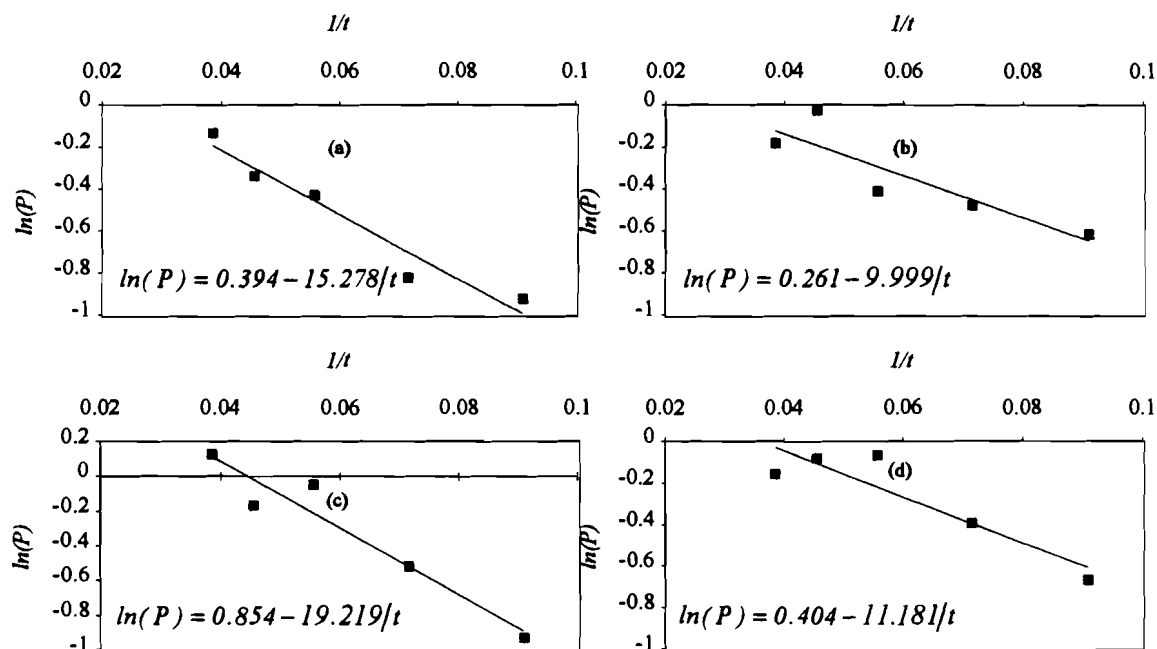


Fig. 6.15 - Regressões entre o logaritmo natural da produtividade e o inverso da temperatura. Todas as regressões são significativas (ANOVA $p < 0.01$). Os valores de produtividade utilizados foram obtidos à intensidade luminosa máxima utilizada nos ensaios laboratoriais - $269.8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de fótons. (a) e (b) - Resultados obtidos com algas aclimatizadas a condições de Inverno e a uma intensidade luminosa correspondente a 13 m e 9 m de profundidade, respectivamente. (c) e (d) - Resultados obtidos com algas aclimatizadas a condições de Verão e a uma intensidade luminosa correspondente a 13 e 9 m de profundidade, respectivamente (ver texto).

Resultados e discussão

Recentemente, o modelo de Eilers & Peeters (1988) foi utilizado por Bendoricchio *et al.* (1993) para simular a produtividade e eficiência fotossintética da *Ulva rigida*. Estes autores ajustaram o modelo de Eilers a curvas de produtividade em função da luz obtidas a várias temperaturas, exprimindo os parâmetros a e b como uma função exponencial da temperatura.

De acordo com o modelo de produtividade descrito no presente trabalho as funções da temperatura obtidas por aqueles autores não podem ser explicadas por alterações dos parâmetros a e b mas sim dos parâmetros S e P_{max} dos quais aqueles dependem. Desprezando o efeito da temperatura as equações (5.46) e (5.47) podem ser rescritas como em Eilers & Peeters (1988):

$$a = \frac{1}{S_{lopt}^2} \quad (6.01)$$

$$b = \frac{1}{P_{max}} - \frac{2}{S_{lopt}} \quad (6.02)$$

utilizando estas equações e assumindo que S e P_{max} dependem da temperatura conforme descrito no presente trabalho (cf. - 5.3.1.1) então a e b tendem a diminuir exponencialmente com a mesma. Este facto pode explicar os resultados obtidos por Bendoricchio *et al.* (1993). Por outro lado, se as equações (5.46) e (5.47) forem utilizadas, dado que S e P_{max} variam exponencialmente com a temperatura através de uma função de Arrhenius, as razões entre as funções de temperatura e aqueles parâmetros são constantes, razão pela qual a e b não variam com a temperatura. Esta é uma diferença muito importante entre o modelo desenvolvido no presente estudo em que se assume que a e b se encontram ligados somente aos processos biofísicos e o modelo de Eilers no qual se assume que a e b também se encontram relacionados com as reacções bioquímicas da fase escura, dependentes da temperatura.

6.3.1.2 - Qualidade do ajuste do modelo de produtividade aos dados experimentais.

Nas Figs. 6.16 a 6.21 pode observar-se a forma geral das superfícies de produtividade bruta em função da luz e da temperatura e respectivas fórmulas (eq. 5.42), obtidas com algas aclimatizadas conforme descrito anteriormente (cf. - 5.2.1) e com algas não sujeitas a aclimatização. As rectas de regressão (Modelo II) entre os valores medidos e calculados, incluídas nas Figs. 6.16 a 6.21 atestam a qualidade do ajuste do modelo de produtividade (eq. 5.42) aos pontos experimentais. Nenhum dos declives é significativamente diferente da unidade e nenhuma das ordenadas na origem é significativamente diferente de zero ($p < 0.05$) (Keller, 1989). A razão entre a variância explicada e a variância total é próxima de 1.

Os resultados obtidos indicam que a função de produtividade descreve adequadamente o comportamento dos parâmetros das curvas *P-I* de acordo com o conhecimento existente da fisiologia da fotossíntese. A utilidade do modelo ficou demonstrada pela qualidade dos ajustes obtidos aos resultados experimentais.

A estimativa preliminar dos parâmetros da função de produtividade obtida conforme descrito anteriormente (cf. - 5.3.1.1), permitiu obter valores suficientemente próximos das soluções óptimas para assegurar a convergência pelo método de Gauss-Newton ao fim de 3 iterações.

$$P = I \exp(0.54 - 17.88/I) / (0.002I^2 + 0.009I + 130.142)$$

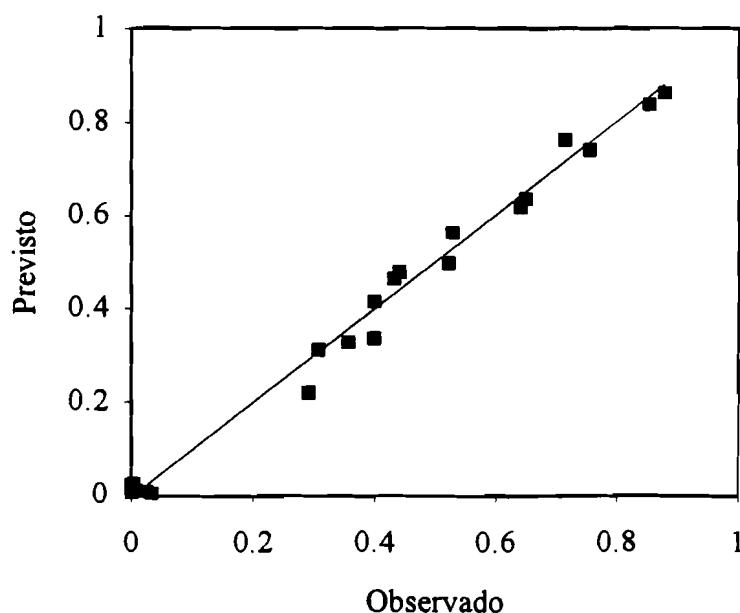
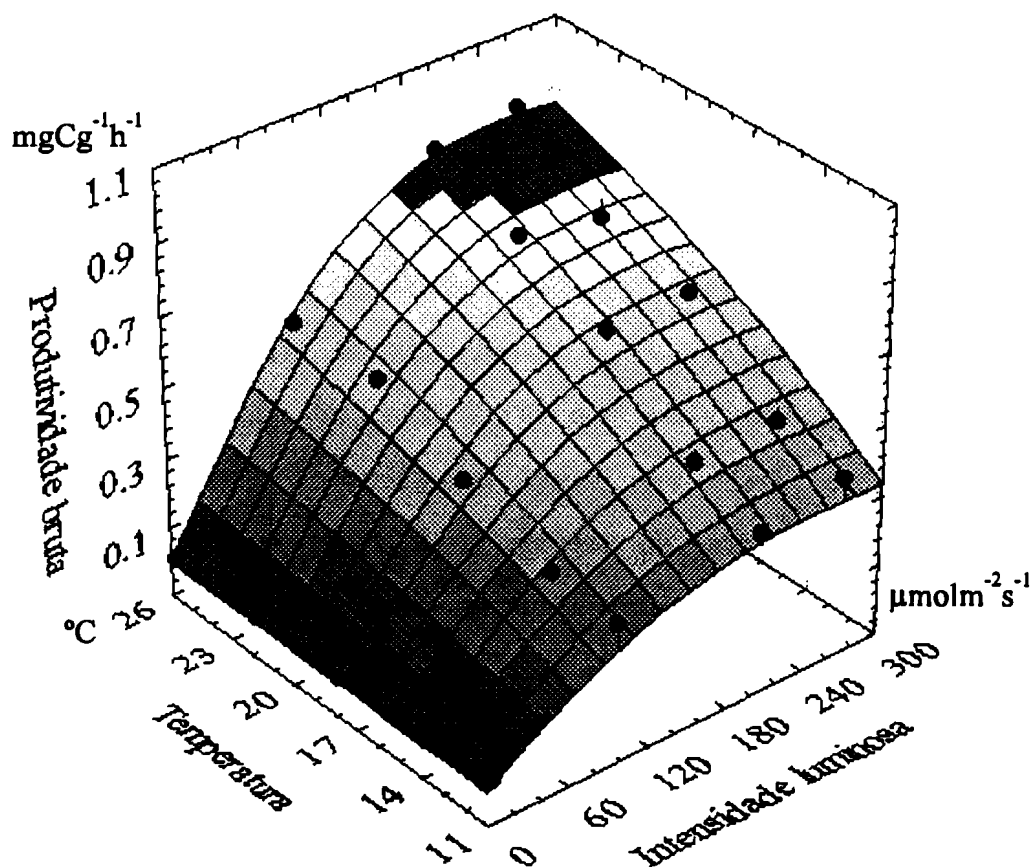


Fig. 6.16 - Superfície obtida por ajuste do modelo (fórmula incluída na figura) aos pontos experimentais (círculos) obtidos a partir de medidas de produtividade de algas aclimatizadas a condições de Inverno e a uma profundidade de 13 m. O declive da recta de regressão entre os valores observados e estimados não é significativamente diferente de um e a ordenada na origem não é significativamente diferente de zero ($p < 0.05$).

$$P = I \exp(0.35 - 12.00/t) / (0.002I^2 - 0.028I + 141.886)$$

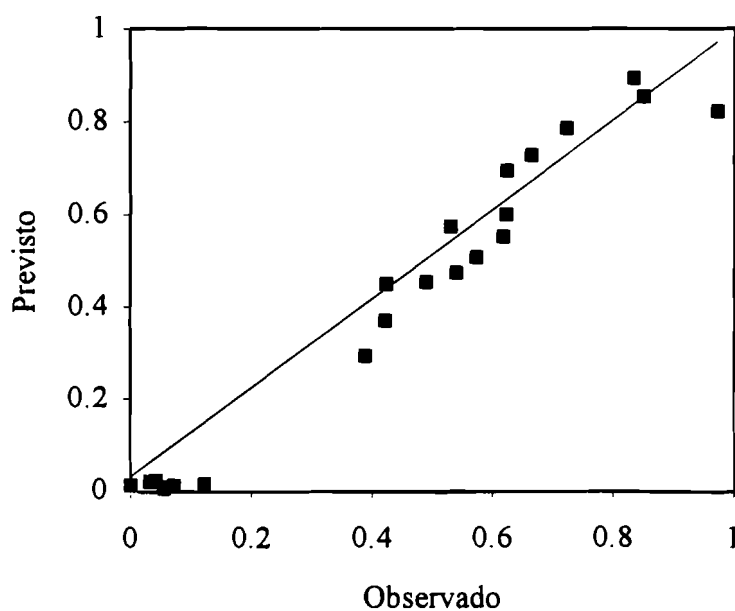
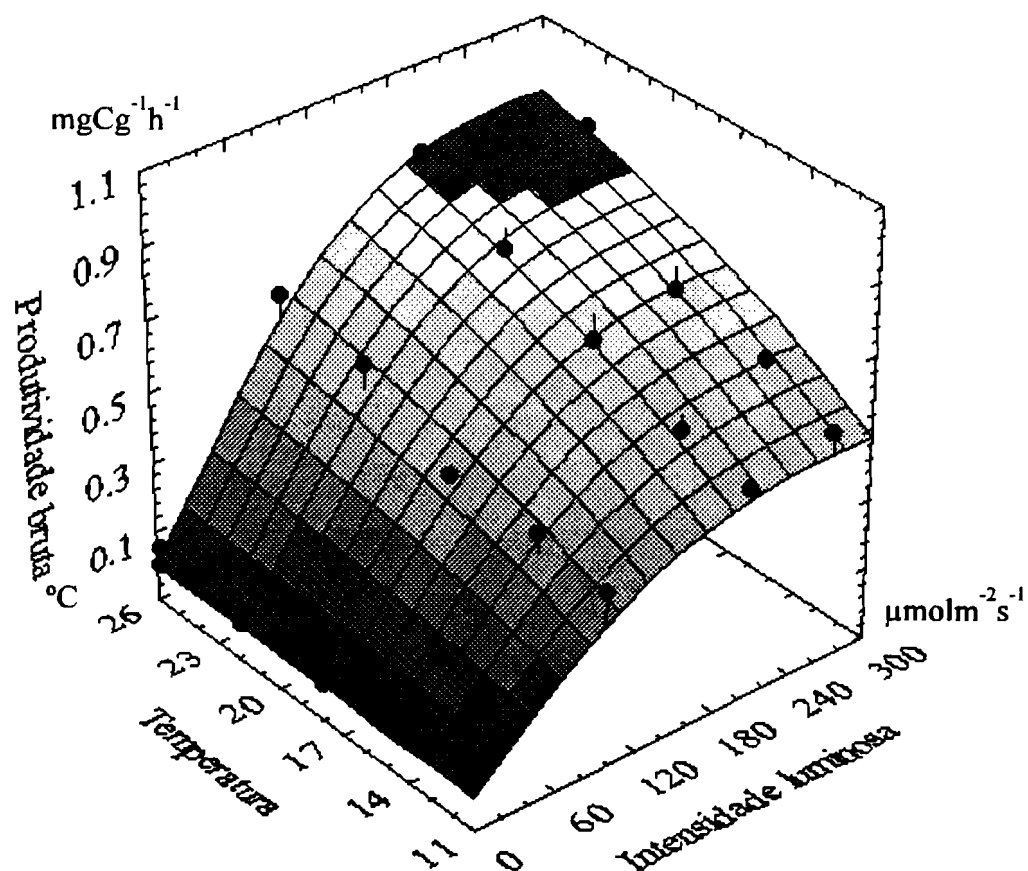


Fig. 6.17 - Superfície obtida por ajuste do modelo (fórmula incluída na figura) aos pontos experimentais (círculos) obtidos a partir de medidas de produtividade de algas aclimatizadas a condições de Inverno e a uma profundidade de 9 m. O declive da recta de regressão entre os valores observados e estimados não é significativamente diferente de um e a ordenada na origem não é significativamente diferente de zero ($p < 0.05$).

Resultados e discussão

$$P = I \exp(0.86 - 19.18/I) / (0.002I^2 - 0.050I + 136.046)$$

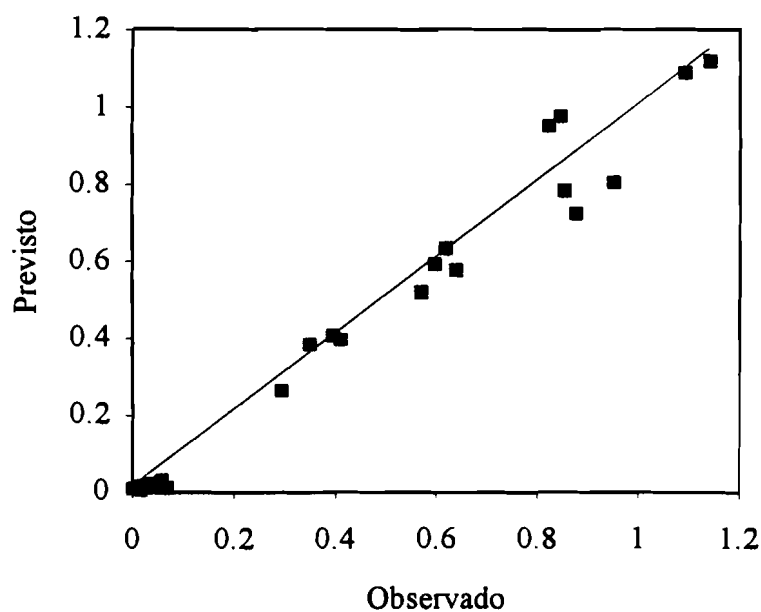
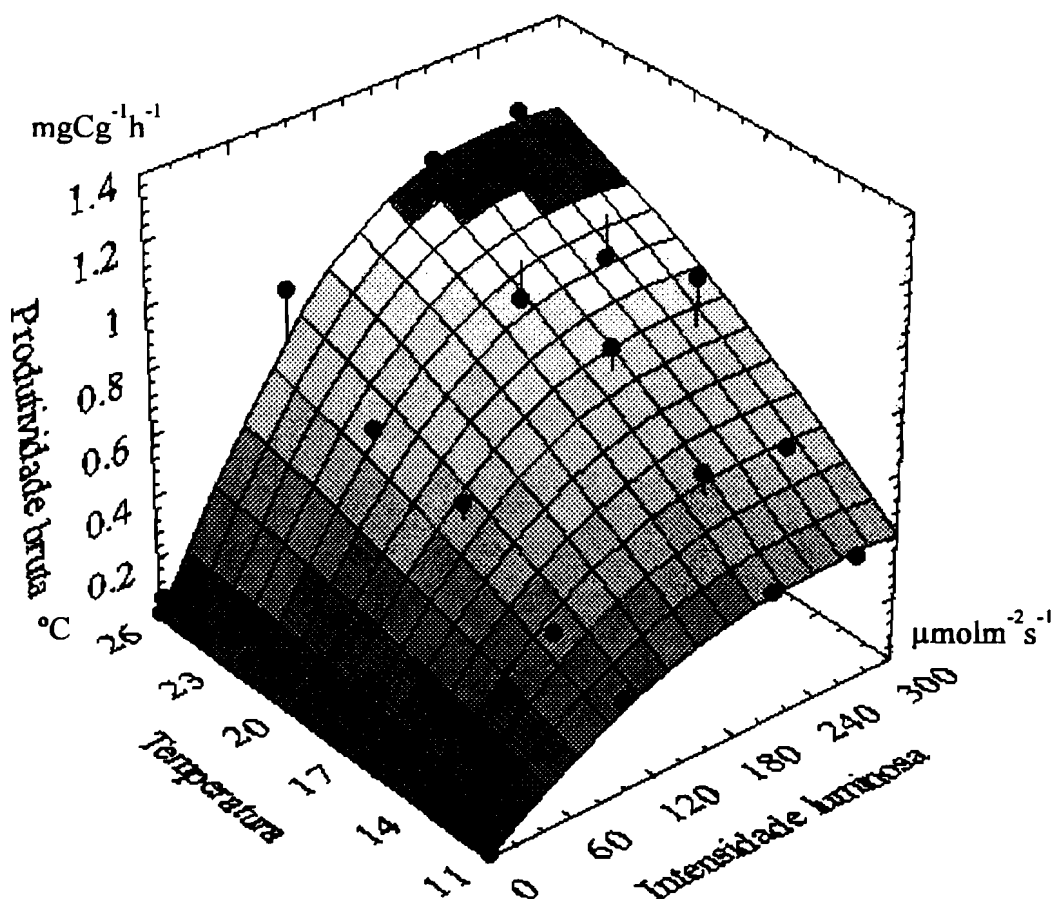


Fig. 6.18 - Superfície obtida por ajuste do modelo (fórmula incluída na figura) aos pontos experimentais (círculos) obtidos a partir de medidas de produtividade de algas aclimatizadas a condições de Verão e a uma profundidade de 13 m. O declive da recta de regressão entre os valores observados e estimados não é significativamente diferente de um e a ordenada na origem não é significativamente diferente de zero ($p < 0.05$).

$$P = I \cdot \exp(0.48 - 12.40/t) / (0.002 \cdot I^2 - 0.018 \cdot I + 131.796)$$

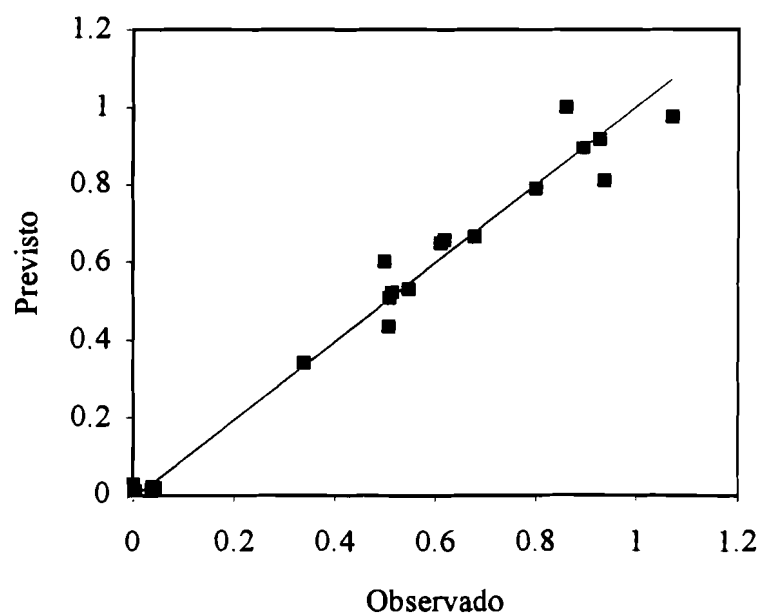
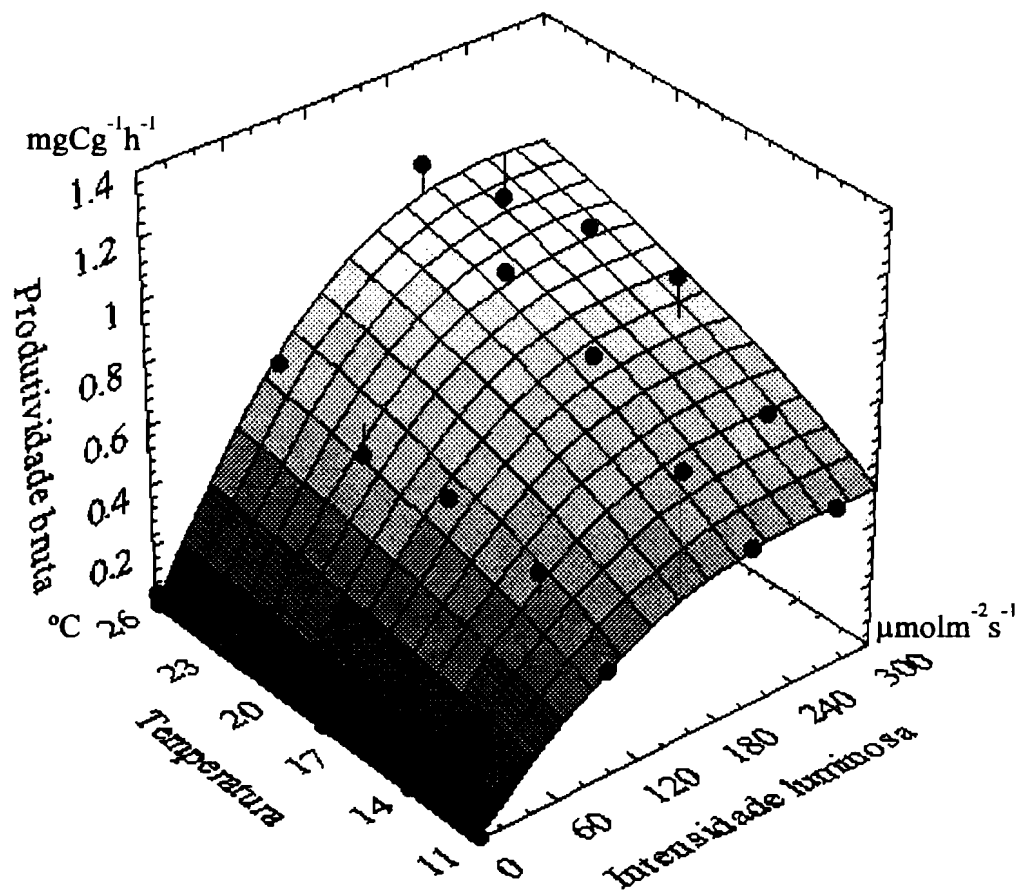


Fig. 6.19 - Superfície obtida por ajuste do modelo (fórmula incluída na figura) aos pontos experimentais (círculos) obtidos a partir de medidas de produtividade de algas aclimatizadas a condições de Verão e a uma profundidade de 9 m. O declive da recta de regressão entre os valores observados e estimados não é significativamente diferente de um e a ordenada na origem não é significativamente diferente de zero ($p < 0.05$).

$$P = I \exp(0.56 - 15.23/t) / (0.002 \cdot I^2 - 0.023 \cdot I + 134.821)$$

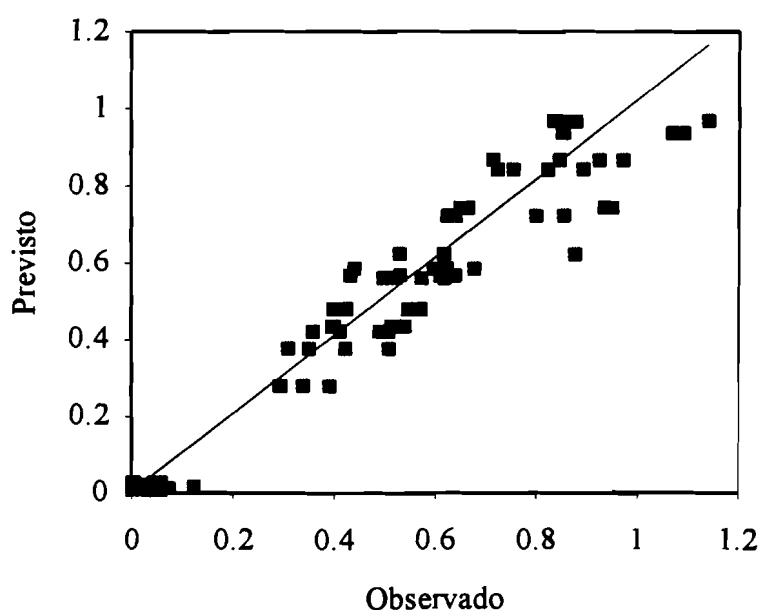
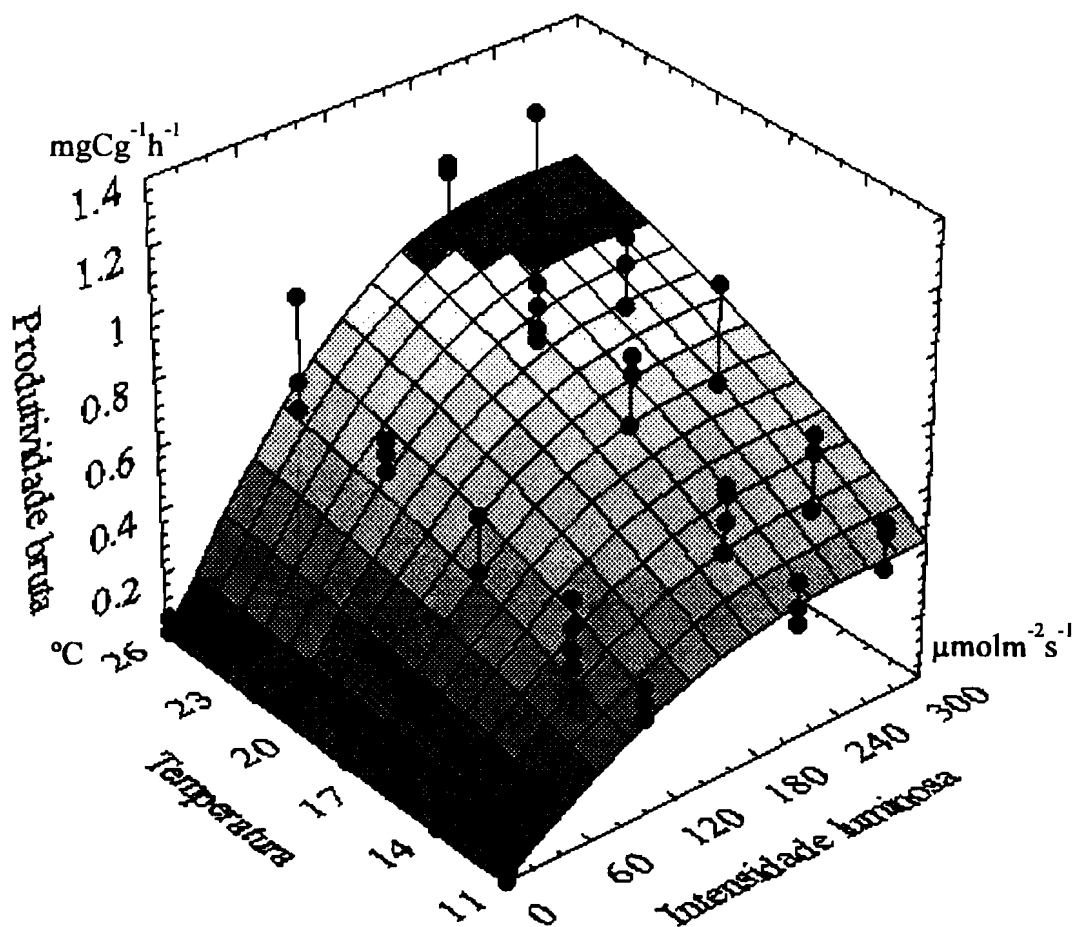


Fig. 6.20 - Superfície obtida por ajuste do modelo (fórmula incluída na figura) aos pontos experimentais (círculos) obtidos a partir de todas as medidas de produtividade correspondentes aos 4 tipos de aclimatação utilizados. O declive da recta de regressão entre os valores observados e estimados não é significativamente diferente de um e a ordenada na origem não é significativamente diferente de zero ($p < 0.05$).

$$P = I \cdot \exp(0.44 - 10.28/t) / (0.002 \cdot I^2 - 0.52 \cdot I + 157.842)$$

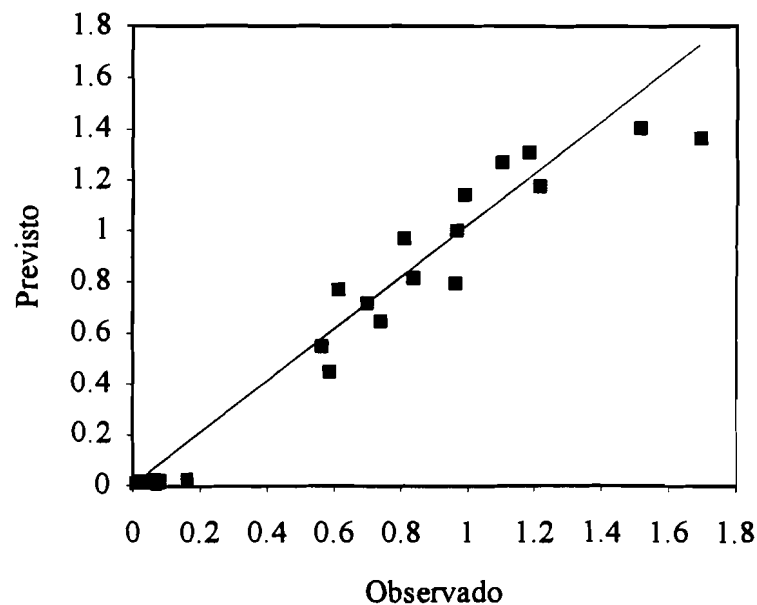
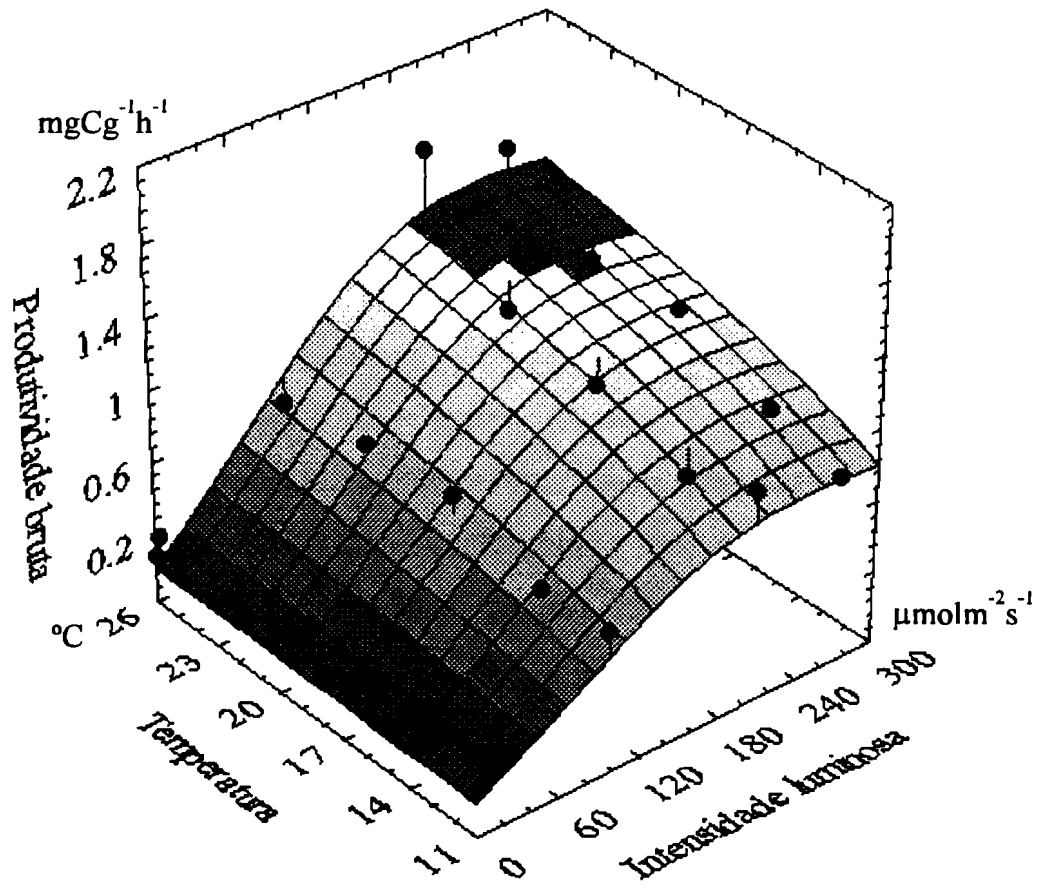


Fig. 6.21 - Superfície obtida por ajuste do modelo (fórmula incluída na figura) aos pontos experimentais (círculos) obtidos a partir de algas recolhidas no Cabo Espichel e incubadas sem aclimatização. O declive da recta de regressão entre os valores observados e estimados não é significativamente diferente de um e a ordenada na origem não é significativamente diferente de zero ($p < 0.05$).

6.3.2 - Importância da aclimatização sazonal na produtividade e respiração das algas.

Pigmentos

Na Fig. 6.22a pode verificar-se que após um período de aclimatização a condições de Inverno de 10 a 14 dias a variação do teor em clorofila *a* revela uma tendência crescente até ao final da experiência, provavelmente como resposta à baixa intensidade luminosa e ao reduzido fotoperíodo. Esta tendência verifica-se para ambas as profundidades simuladas e confirma-se por análise de regressão linear entre o teor em clorofila *a* e o tempo decorrido desde o início da experiência (o declive é significativamente superior a zero em ambos os casos - $p < 0.05$). No entanto, o resultado de um teste *t* de Student para comparar os valores médios de todas as medidas efectuadas antes e depois do décimo dia da experiência não permite rejeitar a hipótese nula de igualdade das médias ao nível de significância de 95% excepto relativamente aos resultados referentes à menor das profundidades simuladas - 9m.

Na Fig. 6.22b a variação do teor em clorofila *a* nas algas sujeitas à aclimatização de Verão não revela nenhuma tendência crescente ou decrescente. Este facto pode confirmar-se por análise de regressão linear, que resulta num declive que não difere significativamente de zero ($p > 0.05$).

Nas Figs. 6.23 a e b apresentam-se os resultados obtidos relativamente ao teor em R-ficoeritrina, calculados através da equação de Beer & Eshel (1985). Os resultados obtidos não revelam nenhuma tendência crescentes ou decrescentes em nenhuma das aclimatizações levadas a cabo. Em todas as regressões efectuadas entre o teor em R-ficoeritrina e o número de dias decorridos desde o início da experiência não se obteve nenhum declive significativamente diferente de zero ($p > 0.05$). O facto de a R-

ficoeritrina não ter diminuído durante as experiências indica que as algas não utilizaram aquele pigmento para suprir necessidades em azoto e que portanto não ocorreu limitação por aquele elemento, de acordo com o estudo realizado por Fredriksen & Rueness (1989) em *Gelidium latifolium*. Estes autores demonstraram que algas cultivadas sob limitação em azoto utilizavam as ficobilinas para compensar as necessidades daquele elemento.

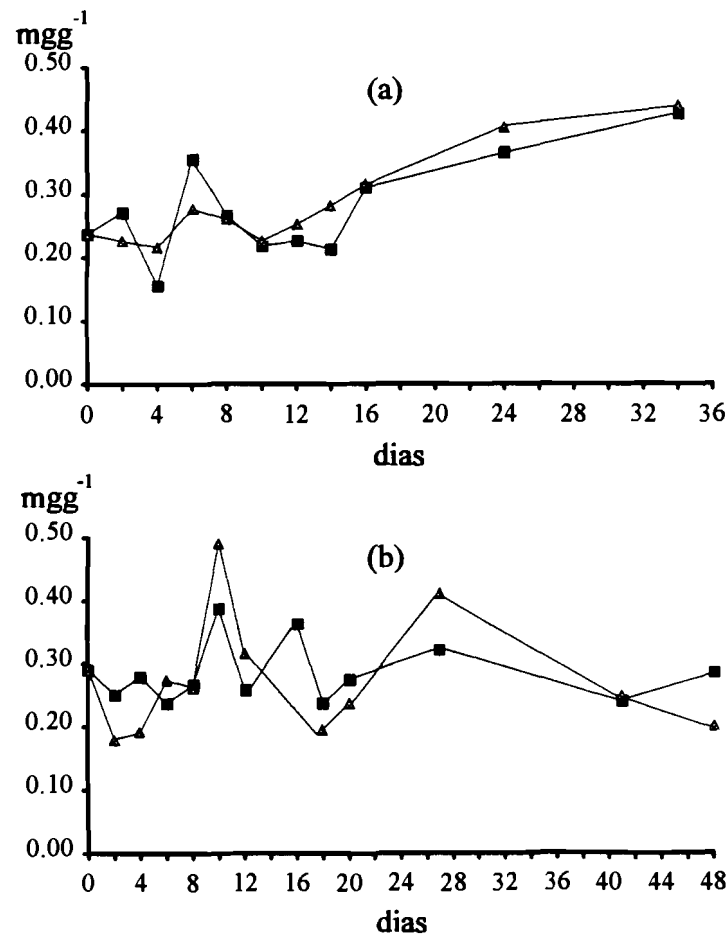


Fig. 6.22 - Variação do teor em clorofila a durante a aclimatização a condições de Inverno (a) e Verão (b) às profundidades simuladas de 9 ▲ e 13 m ■.

As diferenças entre os teores médios em pigmentos entre as duas profundidades simuladas não são significativas nem na aclimatização de Inverno nem na aclimatização de Verão, tanto relativamente à clorofila *a* como à R-ficoeritrina (teste *t*

Resultados e discussão

$p > 0.05$). Após duas semanas de aclimatização os valores médios de clorofila a e R-ficoeritrina não diferiam significativamente entre nenhum dos tratamentos experimentais (teste t $p > 0.05$).

Os valores de clorofila a e R-ficoeritrina obtidos durante as experiências de aclimatização abrangem a gama de valores obtidos durante a realização das campanhas de amostragem (Fig.6.24). Em geral os teores em clorofila a atingiram valores mais elevados nas algas mantidas em laboratório do que os observados nas amostras recolhidas no Cabo Espichel entre Novembro de 1990 e Outubro de 1991.

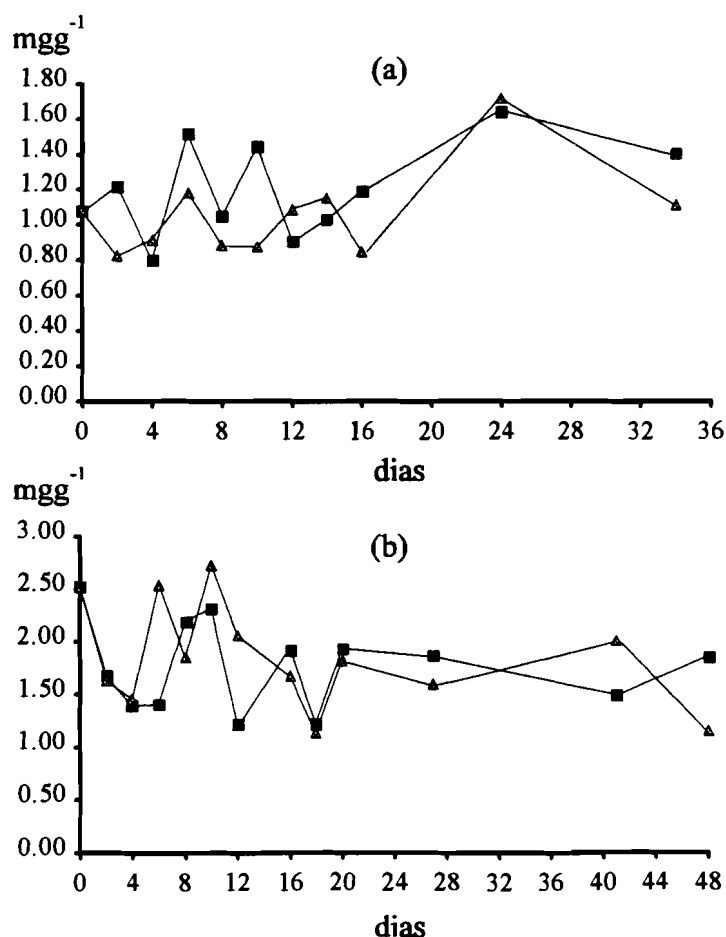


Fig. 6.23 - Variação do teor em R-Ficoeritrina durante a aclimatização a condições de Inverno (a) e Verão (b) às profundidades simuladas de 9 \blacktriangle e 13 m \blacksquare .

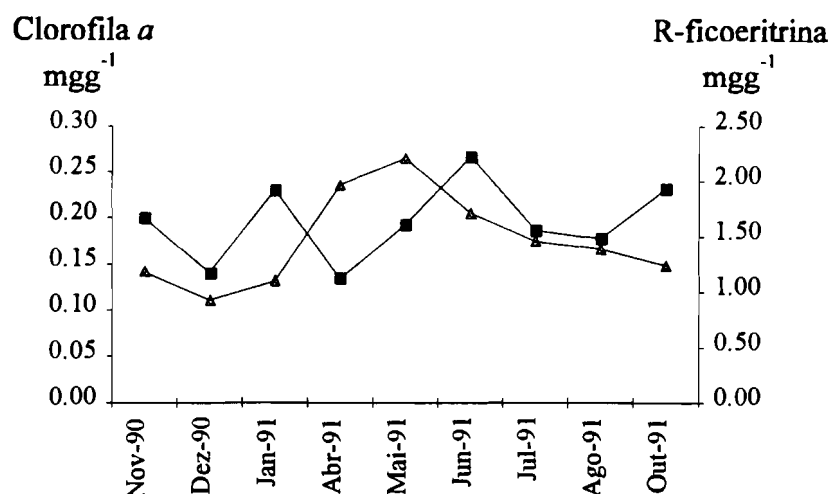


Fig. 6.24 - Variação da clorofila *a* ▲ e da R-Ficoeritrina ■ em frondes de *G. sesquipedale* recolhidas no Cabo Espichel a cerca de 10 m de profundidade.

Produtividade bruta

Para verificar o efeito da aclimatização na relação funcional da produtividade primária com a intensidade luminosa e a temperatura testaram-se as hipóteses nulas referidas em 5.2.5 através do teste *F* descrito na mesma alínea.

Na tabela 6.05 encontram-se resumidos os resultados obtidos relativamente ao acréscimo no desvio médio quadrático resultante de se utilizar uma só expressão para descrever a produtividade em função da luz e da temperatura para todos os pontos experimentais (Fig. 6.20) (provenientes das quatro aclimatizações efectuadas) em vez das quatro expressões descritas nas Figs. 6.16 a 6.19. Verifica-se que o referido acréscimo é significativo ($p < 0.001$), o que leva à rejeição da hipótese nula sobre a ausência de efeitos das aclimatizações utilizadas na dependência da produtividade em relação à luz e à temperatura.

De modo a verificar se as aclimatizações a condições de Inverno levavam à obtenção de superfícies de respostas iguais às aclimatizações a condições de Verão efectuou-se um ajuste da expressão 5.42 a todos os resultados correspondentes aos pré-tratamentos

Resultados e discussão

de Inverno (profundidades de 9 e 13 m) e um ajuste da mesma expressão a todos os resultados correspondentes aos pré-tratamentos de Verão (profundidades de 9 e 13 m) (cf - 5.2.1). O acréscimo no desvio quadrático médio entre os valores observados e estimados quando se considera o ajuste à totalidade dos pontos é uma vez mais significativo ($p < 0.001$) (Tabela 6.06). Deste modo, rejeita-se a hipótese nula sobre a ausência de diferenças significativas entre as funções de produtividade das algas aclimatizadas a condições de Inverno e das algas aclimatizadas a condições de Verão. Os valores mais elevados de produtividade observaram-se em algas aclimatizadas a condições de Verão.

Tabela 6.05 - Teste F para comparar o ajuste obtido pelo modelo de produtividade (eq. 5.42) a todos os pontos experimentais (Fig. 6.20) e os ajustes obtidos pelo mesmo modelo a cada dos conjuntos de pontos obtidos com algas aclimatizadas conforme descrito em 5.2.1 (Figs. 6.16 a 6.19) (ver texto).

<i>Pré-tratamento</i>	<i>Soma dos quadrados dos resíduos</i>	<i>Graus de liberdade</i>	<i>Desvio médio quadrático</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
a Inverno 13 m	0.0206	20			
b Inverno 9 m	0.0875	20			
c Verão 13 m	0.0984	20			
d Verão 9 m	0.0679	20			
e Total	0.2745	80	0.0034		
f Todos os pré-tratamentos	0.5923	95			
f-e	0.3178	15	0.0212	6.1749	<0.001

Para verificar se as aclimações às duas profundidades simuladas - 9 e 13 m - levavam à obtenção de superfícies de resposta iguais efectuou-se um ajuste da expressão 5.42 a todos os pontos correspondentes a algas aclimatizadas a cada das duas profundidades (9 e 13 m). O acréscimo no desvio quadrático médio entre os valores observados e estimados quando se considera o ajuste à totalidade dos pontos é novamente significativo ($p < 0.001$) (Tabela 6.07). Deste modo, pode concluir-se que as aclimações às duas profundidades levam à obtenção de superfícies de resposta significativamente diferentes.

Face aos resultados obtidos pode concluir-se que tanto a profundidade como a estação do ano simuladas em laboratório produzem adaptações nas algas aclimatizadas responsáveis por diferenças significativas nos parâmetros da função de produtividade utilizada (eq. 5.42).

Tabela 6.06 - Teste F para comparar o ajuste obtido pelo modelo de produtividade (eq. 5.42) a todos os pontos experimentais (Fig. 6.20) e os ajustes obtidos com o mesmo modelo aos pontos correspondentes às aclimações de Inverno e de Verão (ver texto).

<i>Pré-tratamento</i>	<i>Soma dos quadrados dos resíduos</i>	<i>Graus de liberdade</i>	<i>Desvio médio quadrático</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
a Inverno 13 e 9 m	0.1467	45			
b Verão 13 e 9 m	0.2111	45			
c Total	0.3578	90	0.0040		
d Todos os pré-tratamentos	0.5923	95			
d-c	0.2346	5	0.0469	11.802	<0.001

Tabela 6.07 - Teste F para comparar o ajuste obtido pelo modelo de produtividade (eq. 5.42) a todos os pontos experimentais (Fig. 6.20) e os ajustes obtidos com o mesmo modelo aos pontos correspondentes às aclimações à profundidade de 13 e 9 m (ver texto).

<i>Pré-tratamento</i>	<i>Soma dos quadrados dos resíduos</i>	<i>Graus de liberdade</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
a Inverno e Verão 13 m	0.3253	45			
b Inverno e Verão 9 m	0.1960	45			
c Total	0.5214	90	0.0058		
d Todos os pré-tratamentos	0.5923	95			
d-c	0.0710	5	0.0142	2.4496	<0.05

Os resultados obtidos com algas não sujeitas a qualquer tipo de aclimação laboratorial (Figs.6.21) apresentam valores de produtividade mais elevados do que os obtidos com algas de qualquer das aclimações laboratoriais. Dada a impossibilidade de efectuar todas as medidas de produtividade no mesmo dia, devido ao grande número de combinações de luz e temperatura, aqueles resultados foram obtidos ao longo de

Resultados e discussão

vários dias com algas colhidas em ocasiões diferentes. Deste modo, não é possível afirmar que a variabilidade dos resultados correspondentes é devida somente aos parâmetros testados e não a outros quaisquer factores não controlados.

Respiração

Para avaliar o efeito da aclimatização e da temperatura na taxa respiratória do *G. sesquipedale* testaram-se as hipóteses nulas descritas anteriormente (cf. - 5.2.5). A análise de variância efectuada para testar o efeito da temperatura e da aclimatização (Tabela 6.08) na taxa respiratória levou à rejeição das hipóteses nulas. Deste modo, conclui-se que tanto a temperatura como a aclimatização podem influenciar significativamente a taxa respiratória, para além de existir um efeito sinérgico entre aqueles parâmetros (em qualquer caso $p < 0.01$).

Tabela 6.08 - Análise de variância (Modelo I, dois efeitos, com replicação) para testar o efeito da aclimatização, da temperatura e o efeito sinérgico dos dois parâmetros na taxa respiratória (ver texto).

<i>Efeito</i>	<i>Soma dos quadrados dos desvios</i>	<i>Graus de liberdade</i>	<i>Desvios médios quadráticos</i>	<i>F</i>	<i>Valor de P</i>
Pré-tratamento	0.0270	3	0.0090	14.1866	$1.92 \cdot 10^{-6}$
Temperatura	0.0878	4	0.0219	34.6460	$1.67 \cdot 10^{-12}$
Interacção	0.0230	12	0.0019	3.0201	0.0043
Erro	0.0253	40	0.0006		
Total	0.1631	59			

Tabela 6.09- Análise de variância (comparações planeadas) para testar o efeito das aclimatização a condições de Inverno e a condições de Verão (simuladas) na taxa respiratória (ver texto).

<i>Efeito</i>	<i>Soma dos quadrados dos desvios</i>	<i>Graus de liberdade</i>	<i>Desvios médios quadráticos</i>	<i>F</i>	<i>Valor de P</i>
Efeito sazonal total	0.0117	1	0.0117	28.8104	$3.65 \cdot 10^{-6}$
Erro	0.0162	40	0.0004		

As comparações planeadas demonstraram que tanto o efeito sazonal como o da profundidade influem significativamente na taxa respiratória (Tabelas 6.09 e 6.10) (em qualquer dos casos $p < 0.05$). Comparações *à posteriori* com o teste de Newman-Keuls (Sokal & Rohlf, 1981; Underwood, 1981) levaram à conclusão de que as taxas respiratórias médias obtidas com algas provenientes de todos os pré-tratamentos diferem significativamente entre si, excepto no respeitante à aclimatização de Verão, em que os valores médios obtidos com algas mantidas a profundidades simuladas de 9 e 13 m não diferem significativamente ($p < 0.05$) (Tabela 6.11).

Tabela 6.10 - Análise de variância (comparações planeadas) para testar o efeito da profundidade simulada (9 ou 13 m) na taxa respiratória (ver texto).

<i>Efeito</i>	<i>Soma dos quadrados dos desvios</i>	<i>Graus de liberdade</i>	<i>Desvios médios quadráticos</i>	<i>F</i>	<i>Valor de P</i>
Efeito da profundidade	0.0019	1	0.0019	4.8189	0.0340
Erro	0.0162	40	0.0004		

Tabela 6.11 - Resultados do teste de Newman-Keuls para comparar os valores médios das taxas respiratórias obtidas com algas aclimatizadas das formas atrás descritas (cf. - 5.2.1). 1 e 2 - Condições de Inverno e profundidades de 13 m e 9 m, respectivamente; 2 e 3 - condições de Verão e profundidades de 13 m e 9 m, respectivamente. Valores não significativos a cheio ($p > 0.05$). Entre parênteses indicam-se os resultados médios das taxas respiratórias em $\text{mgC g}^{-1} \text{h}^{-1}$ (ver texto).

Aclimatizações	1(0.06)	2(0.08)	3(0.04)	4(0.04)
1		0.00922	0.01307	0.01231
2	0.00922		0.00017	0.00013
3	0.01307	0.00017		0.71889
4	0.01231	0.00013	0.71889	

Conforme se pode verificar na Tabela 6.11 as taxas respiratórias obtidas com algas aclimatizadas a condições de Verão são significativamente superiores às obtidas com algas aclimatizadas a condições de Inverno. Entre estas, as que foram mantidas a uma profundidade simulada maior apresentam uma taxa respiratória menor. Este resultado

Resultados e discussão

parece confirmar os resultados obtidos por Sand-Jensen (1988) com *Ulva lactuca* mantida a intensidades luminosas muito baixas: Através da redução dos gastos energéticos as algas podem sobreviver longos períodos abaixo da profundidade de compensação.

A obtenção de valores de respiração mais elevados em plantas aclimatizadas em condições de Inverno parece estar em contradição com a referida redução dos gastos energéticos das plantas aclimatizadas à maior profundidade. Segundo Kremer (1981), a taxa respiratória das algas e respectivo Q_{10} durante o Inverno são geralmente mais elevados do que durante o Verão quando medidos para a mesma gama de temperaturas. No entanto, de acordo com o mesmo autor, a diferença entre as temperaturas de Inverno e de Verão nas zonas temperadas, tende a compensar aquele efeito, podendo fazer com que a taxa respiratória seja mais baixa durante o Inverno. Dado que durante esta estação a temperatura média da água no Cabo Espichel é próxima de 14°C e considerando os resultados obtidos a esta temperatura com as algas provenientes da aclimatização de Inverno (Figs. 6.25 a e b), será de esperar uma taxa respiratória média de 0.05 mgC g⁻¹ h⁻¹. Durante o Verão, com uma temperatura média de cerca de 18°C e considerando os resultados obtidos com as algas aclimatizadas a condições de Verão (Figs. 6.25 c e d), será de prever uma taxa respiratória média de 0.03 mgC g⁻¹ h⁻¹. Deste modo, no caso presente a taxa respiratória durante o Inverno poderá ser mais elevada do que durante o Verão. As taxas respiratórias das algas não aclimatizadas foram sistematicamente mais elevadas do que as das algas aclimatizadas (Fig. 6.26).

A relação entre a respiração e a temperatura tem um carácter exponencial. No entanto, não foi possível obter ajustes significativos das taxas de respiração em função da temperatura a todos os resultados apresentados (cf. - 5.3.1.1).

As equações de regressão obtidas (Figs. 6.27 e 6.28) podem utilizar-se para estimar o Q_{10} para a respiração do *G. sesquipedale*. Os valores resultantes são de 2.83 para as

algas sujeitas à aclimatização de Inverno, de 2.38 para as algas sujeitas à aclimatização de Verão e 2.27 para as algas não aclimatizadas.

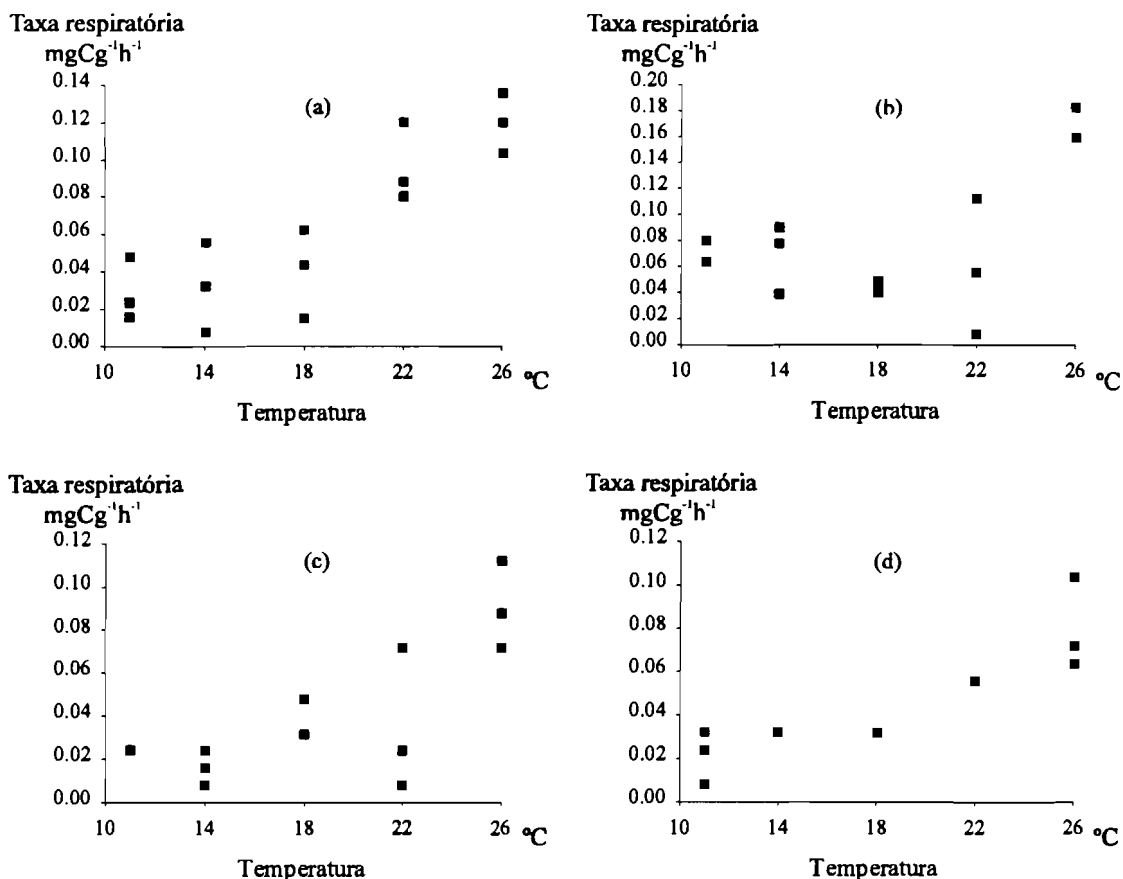


Fig. 6.25 - Taxas respiratórias em função da temperatura medidas em algas previamente sujeitas aos 4 tipos de aclimatização. (a) e (b) - Resultados obtidos com algas aclimatizadas a condições de Inverno e a uma intensidade luminosa correspondente a 13 m e 9 m de profundidade, respectivamente. (c) e (d) - Resultados obtidos com algas aclimatizadas a condições de Verão e a uma intensidade luminosa correspondente a 13 e 9 m de profundidade, respectivamente (ver texto).

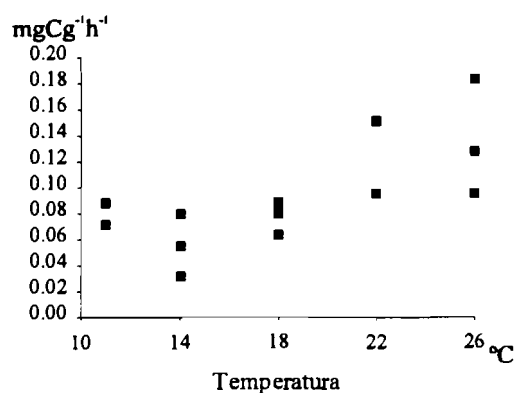


Fig. 6.26 - Taxas respiratórias em função da temperatura obtidas com algas não aclimatizadas.

Resultados e discussão

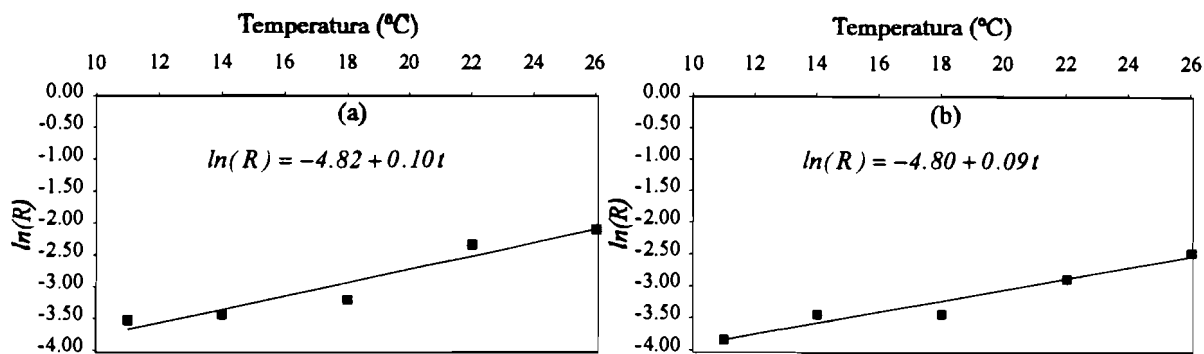


Fig. 6.27 - Regressões lineares (Modelo I) entre o logaritmo natural da taxa respiratória e a temperatura. Todas as regressões são significativas (ANOVA $p < 0.01$). (a) e (b) - Resultados obtidos com algas aclimatizadas a condições de Inverno e a uma profundidade simulada de 13 m e com algas aclimatizadas a condições de Verão e a uma profundidade simulada de 9 m, respectivamente.

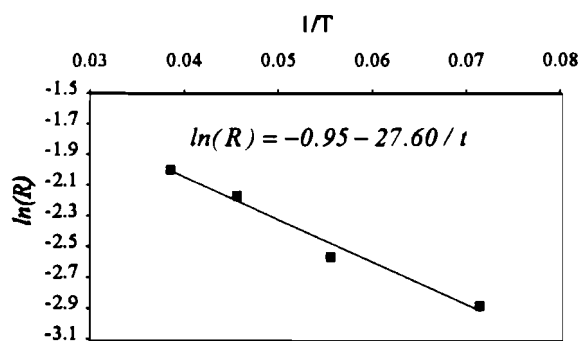


Fig. 6.28- Regressão linear (Modelo I) entre o logaritmo natural da taxa respiratória e o inverso da temperatura (ANOVA $p < 0.01$). Resultados obtidos com algas não aclimatizadas.

Produtividade líquida e intensidade luminosa de compensação

A partir da expressão 5.42 e da soma da taxa respiratória (R) e da taxa de exsudação (E) pode calcular-se a produtividade líquida

$$PL = \frac{I \exp(d - e/t)}{a I^2 + b I + c} - (R + E) \quad (6.03)$$

Se $PL = 0$ então $I = I_c$ (Intensidade luminosa de compensação). Deste modo, I_c pode achar-se resolvendo 6.03 em ordem a I para $PL = 0$. A expressão obtida é a seguinte

$$I_c = \frac{-((R + E)b - \exp(d - e/t)) \pm \sqrt{((R + E)b - \exp(d - e/t))^2 - 4R^2ac}}{2Ra} \quad (6.04)$$

Das duas soluções resultantes só a de valor mais pequeno tem significado biológico como intensidade luminosa de compensação. A solução de valor mais elevado corresponde ao limite máximo teórico da fotoinibição, quando a superfície produzida pela função 5.42 cruza o eixo das intensidades luminosas a valores muito elevados das mesmas.

Calcularam-se valores de I_c com a expressão (6.04) para algas sujeitas a todos os tipos de aclimatização e para todas as temperaturas testadas. Os resultados obtidos encontram-se sintetizados na Fig. 6.29.

Conforme se pode verificar pela análise da Fig. 6.29 a intensidade luminosa de compensação tende a atingir valores mais elevados às temperaturas mais baixas e sobretudo, às temperaturas mais elevadas. O primeiro máximo pode explicar-se por uma forte depressão da fotossíntese às temperaturas mais baixas (ver Figs. 6.16 a 6.19). O segundo máximo explica-se por um maior aumento relativo da respiração do que da fotossíntese às temperaturas mais elevadas (Margalef, 1977) .

Pode concluir-se que as intensidades luminosas médias de Inverno às profundidades de 9 e 13 m são inferiores aos valores de compensação pelo que as plantas tenderão a perder biomassa. No caso do Verão o resultado é de que as intensidades luminosas de compensação são inferiores às intensidades luminosas médias. Importa salientar que as intensidades de compensação no Verão são inferiores às do Inverno, devido em parte às

Resultados e discussão

maiores taxas respiratórias (Fig. 6.25) que ocorrem durante esta estação e em parte à menor eficácia fotossintética (ver abaixo).

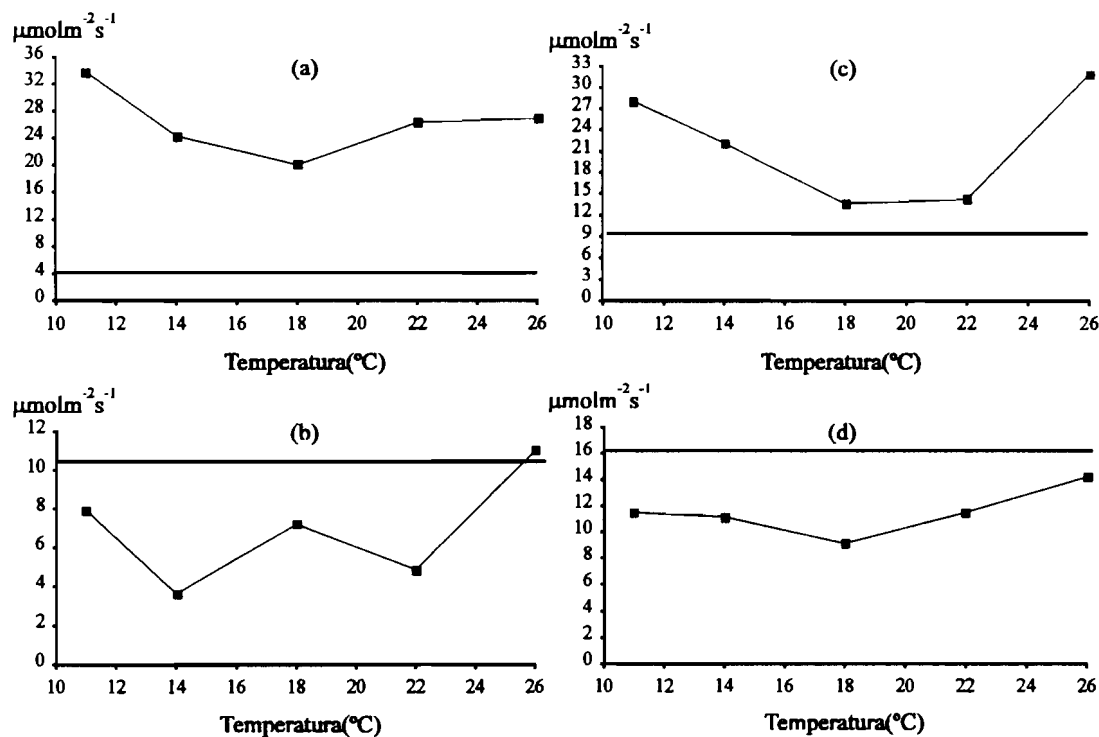


Fig. 6.29 - Intensidades luminosas de compensação em função da temperatura e da aclimatização. (a) e (b) - Resultados obtidos com algas aclimatizadas a condições de Inverno e a uma intensidade luminosa correspondente a 13 e 9 m de profundidade, respectivamente. (c) e (d) - Resultados obtidos com algas aclimatizadas a condições de Verão e a uma intensidade luminosa correspondente a 13 e 9 m de profundidade, respectivamente. A linha horizontal indica a intensidade luminosa média nas estações do ano e profundidades correspondentes a cada das aclimatizações (ver texto).

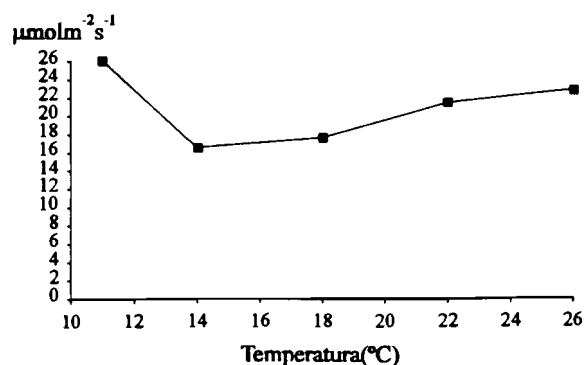


Fig. 6.30 - Intensidades luminosas de compensação em função da temperatura calculadas para algas não aclimatizadas.

Na realidade os valores de intensidade luminosa média considerados poderão subestimar os valores reais conforme será discutido mais adiante. No entanto, mesmo admitindo um erro por defeito de 100% (ao que tudo indica muito superior ao erro real) nas estimativas de intensidade luminosa média às profundidades de 9 e 13 m, pode verificar-se que a intensidade luminosa a 13 m se mantém abaixo do valor de compensação para todas as temperaturas testadas. Relativamente à profundidade de 9 m o valor de compensação estaria só muito ligeiramente abaixo do valor médio.

As algas não sujeitas a nenhuma das aclimatizações apresentaram valores de I_c (Fig. 6.30) superiores aos das algas aclimatizadas a condições de Verão sugerindo que os maiores níveis de produtividade atingidos pelas primeiras são compensados pelos menores gastos energéticos das segundas.

Nas Figs. 6.31 a 6.35 pode observar-se a forma geral das superfícies de produtividade líquida em função da luz e da temperatura obtidas com algas provenientes das quatro aclimatizações e com algas não aclimatizadas. As superfícies foram geradas com a expressão 6.03. Os parâmetros a , b , c , d e e são os utilizados no cálculo da produtividade bruta para as algas provenientes de cada das aclimatizações empregues e incluídos nas Figs. 6.16 a 6.19. Para o cálculo da taxa respiratória utilizou-se a expressão apresentada na Fig. 6.27a no caso das aclimatizações de Inverno e a expressão da Fig. 6.27b no caso das aclimatizações de Verão. As taxas de exsudação foram consideradas independentes da temperatura para as algas de cada aclimatização e iguais aos valores médios medidos durante a realização do trabalho experimental. Os valores observados variaram entre níveis abaixo do limite de detecção do método empregue até a um máximo de $0.06 \text{ mgC g}^{-1} \text{ h}^{-1}$.

As rectas de regressão (Modelo II) entre os valores medidos e calculados, incluídas nas Figs. 6.31 a 6.34 atestam a qualidade do ajuste do modelo (eq. 6.03) aos pontos experimentais. Nenhum dos declives é significativamente diferente da unidade e

Resultados e discussão

nenhuma das ordenadas na origem é significativamente diferente de zero ($p < 0.05$) (Keller, 1989). A razão entre a variância explicada e a variância total é próxima de 1 em todos os casos.

Da análise das Figs.6.31 a 6.35 pode concluir-se que de uma forma geral a produtividade líquida aumenta com a temperatura, excepto às intensidades luminosas mais baixas, em que o aumento da produtividade não é suficiente para compensar o aumento da taxa respiratória.

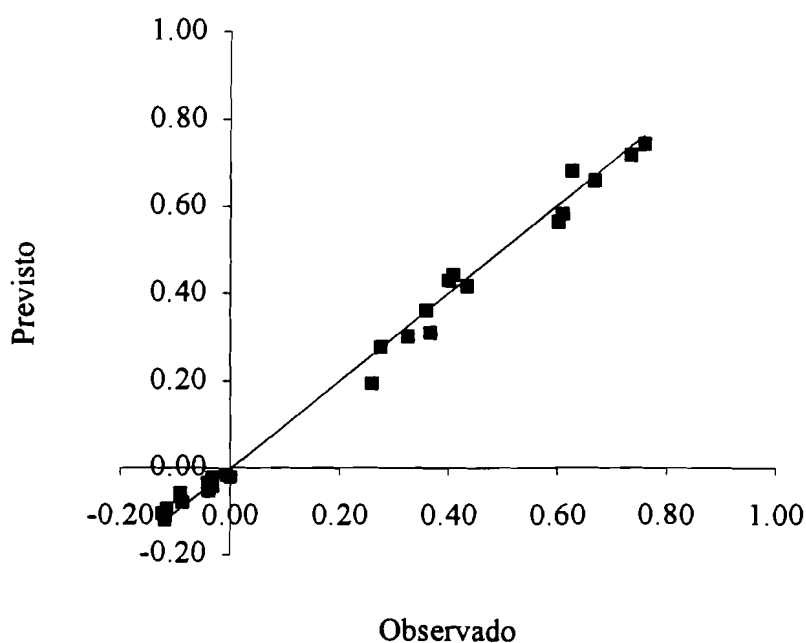
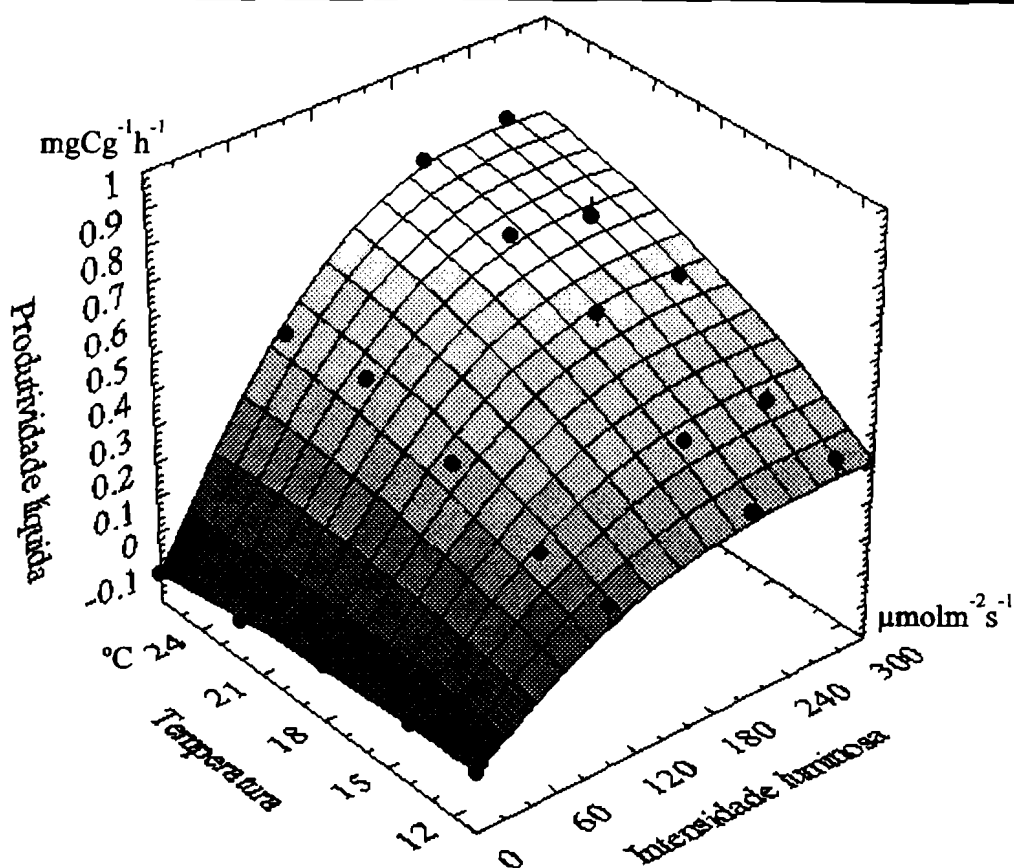


Fig. 6.31 - Produtividade primária líquida em função da intensidade luminosa e da temperatura. Os círculos correspondem aos resultados experimentais obtidos a partir de medidas de produtividade de algas aclimatizadas a condições de Inverno e a uma profundidade de 13 m. O declive da recta de regressão entre os valores observados e estimados não é significativamente diferente de um e a ordenada na origem não é significativamente diferente de zero ($p < 0.05$).

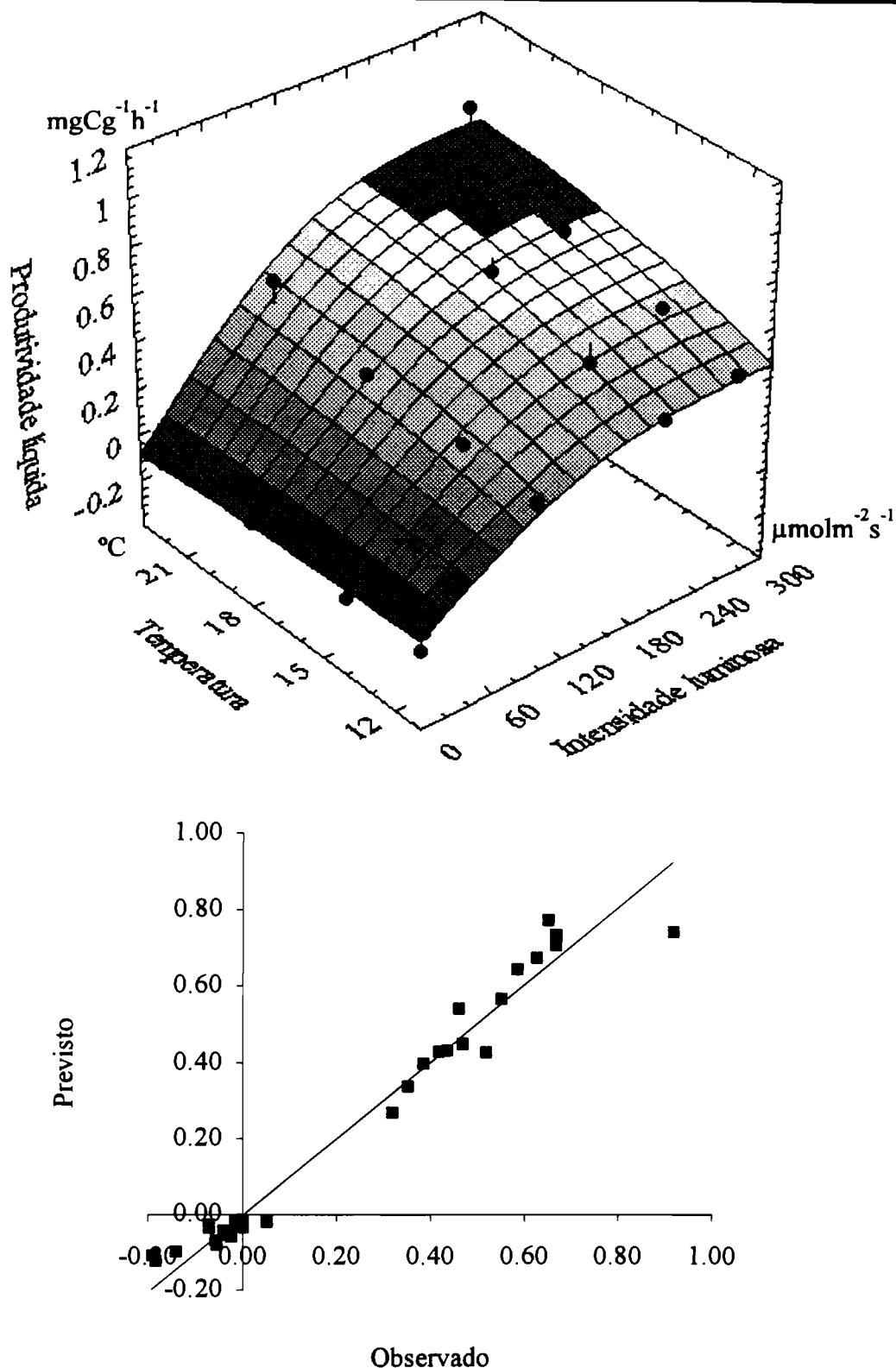


Fig. 6.32 - Produtividade primária líquida em função da intensidade luminosa e da temperatura. Os círculos correspondem aos resultados experimentais obtidos a partir de medidas de produtividade de algas aclimatizadas a condições de Inverno e a uma profundidade de 9 m. O declive da recta de regressão entre os valores observados e estimados não é significativamente diferente de um e a ordenada na origem não é significativamente diferente de zero ($p < 0.05$).

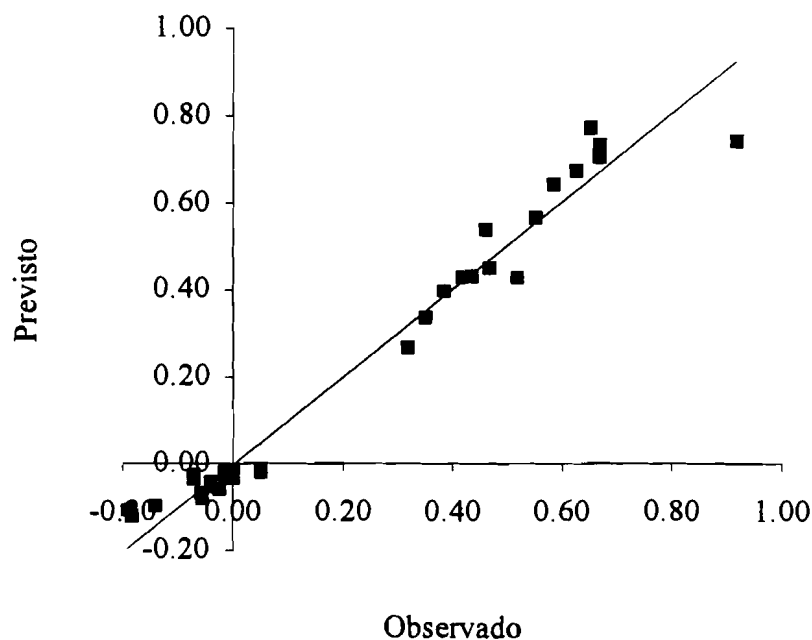
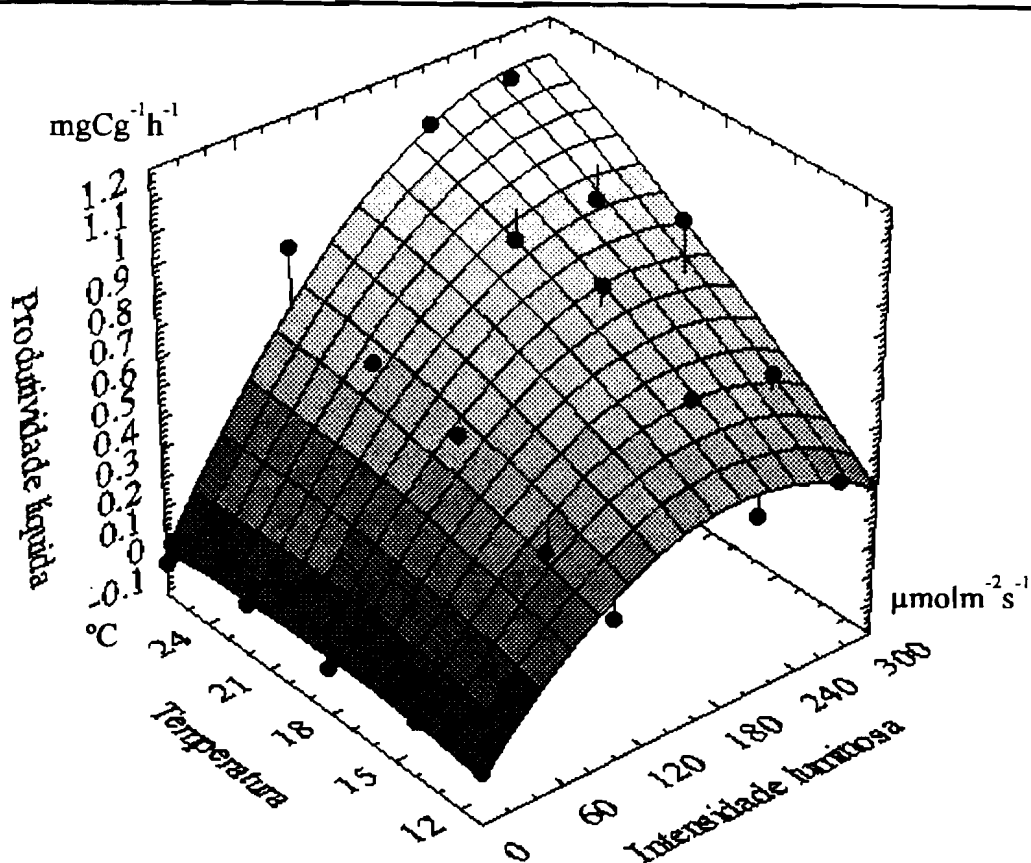


Fig. 6.33 - Produtividade primária líquida em função da intensidade luminosa e da temperatura. Os círculos correspondem aos resultados experimentais obtidos a partir de medidas de produtividade de algas aclimatizadas a condições de Verão e a uma profundidade de 13 m. O declive da recta de regressão entre os valores observados e estimados não é significativamente diferente de um e a ordenada na origem não é significativamente diferente de zero ($p < 0.05$).

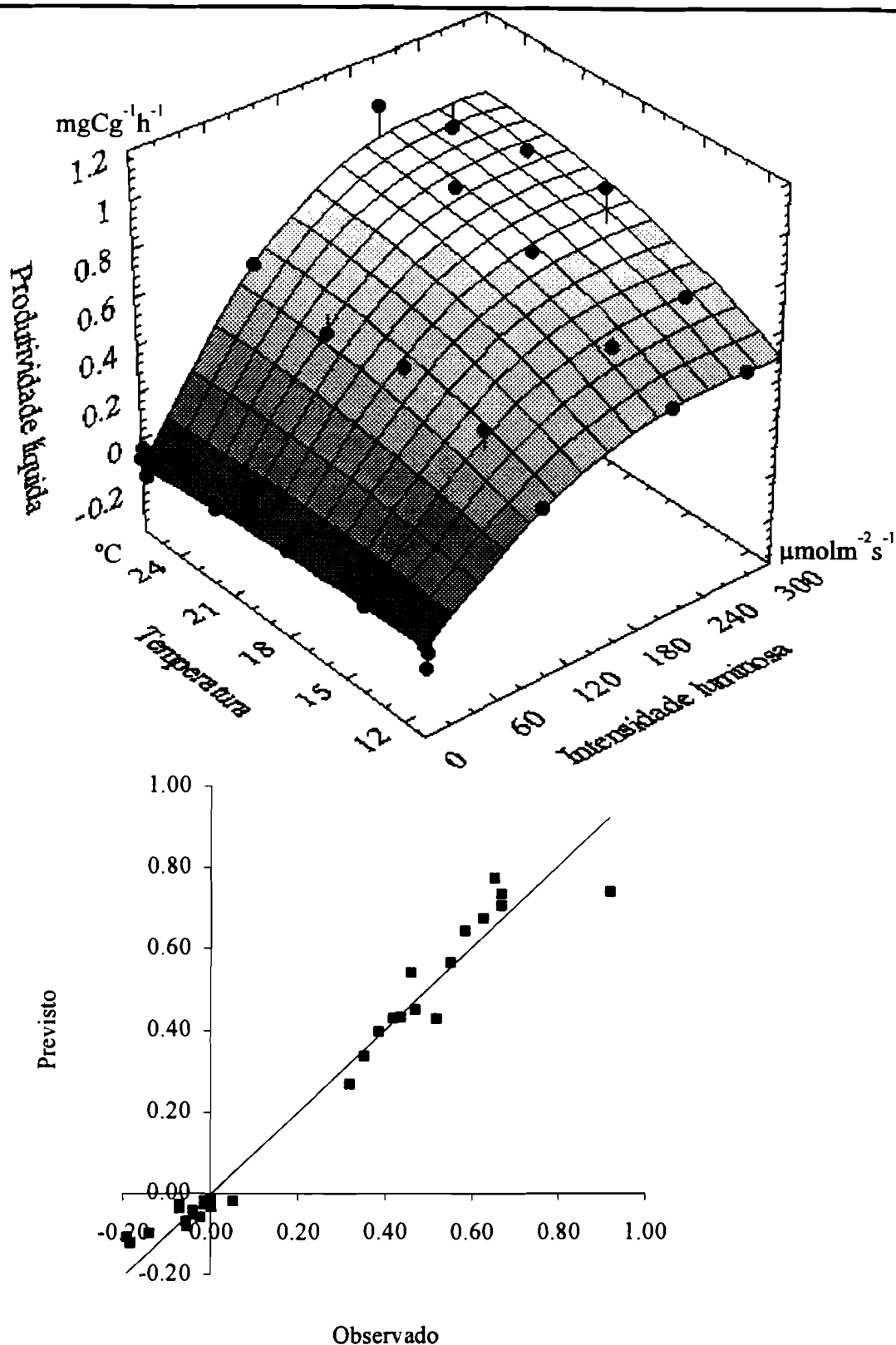


Fig. 6.34 - Produtividade primária líquida em função da intensidade luminosa e da temperatura. Os círculos correspondem aos resultados experimentais obtidos a partir de medidas de produtividade de algas aclimatizadas a condições de Verão e a uma profundidade de 9 m. O declive da recta de regressão entre os valores observados e estimados não é significativamente diferente de um e a ordenada na origem não é significativamente diferente de zero ($p < 0.05$).

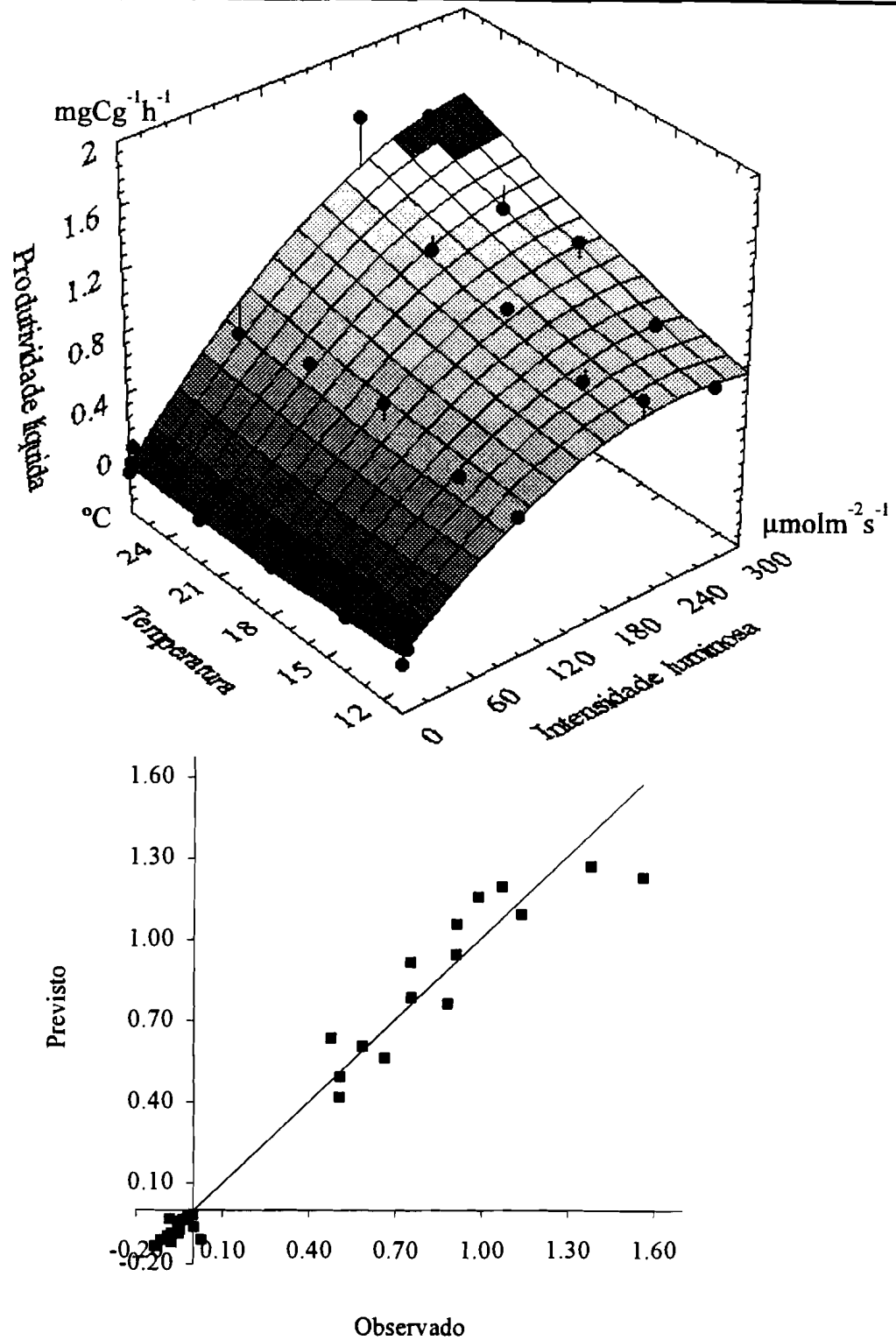


Fig. 6.35 - Produtividade primária líquida em função da intensidade luminosa e da temperatura. Os círculos correspondem aos resultados experimentais obtidos com algas não aclimatizadas. O declive da recta de regressão entre os valores observados e estimados não é significativamente diferente de um e a ordenada na origem não é significativamente diferente de zero ($p < 0.05$).

Resultados e discussão

Importância relativa dos processos fotossintético, respiratório e de exsudação

A partir da produtividade bruta calculada pela expressão 5.42 à intensidade luminosa óptima e das taxas de respiração e de exsudação medidas durante as experiências calculou-se a importância relativa dos diferentes processos. Os resultados apresentam-se nas Figs. 6.36 e 6.37. Os processos de respiração e exsudação consomem um máximo de aproximadamente 20% da energia fixada através da fotossíntese (Figs. 6.36 e 6.37). A taxa de exsudação média corresponde a $0.03 \text{ mgC h}^{-1} \text{ g(p.s.)}^{-1}$ valor comparável às estimativas mais baixas obtidas por Khailov & Burlakova (1969).

O consumo nos processos de respiração e exsudação é proporcionalmente mais elevado nas plantas aclimatizadas a condições de Inverno do que nas plantas aclimatizadas a condições de Verão e tende a aumentar quer às temperaturas mais baixas, quer às temperaturas mais elevadas. O aumento às temperaturas mais baixas corresponde à forte depressão experimentada pela fotossíntese (ver acima) enquanto que às temperaturas mais elevadas se explica por um aumento da taxa respiratória mais rápido do que o da taxa fotossintética, dado que a taxa de exsudação utilizada nos cálculos relativos a cada aclimatização é igual para todas as temperaturas. Em quase todos os casos a maior relação entre a produção e o consumo verifica-se à temperatura de 18°C .

Os resultados obtidos com as algas não aclimatizadas apontam para um consumo da energia intermédio entre o das algas aclimatizadas a condições de Inverno e o das algas aclimatizadas a condições de Verão. Embora seja difícil tirar ilações destes resultados pelo facto de as medições às diferentes temperaturas terem sido efectuadas em algas recolhidas em datas variadas, considerando que todas as medições foram efectuadas durante a Primavera (Maio e Junho de 1993) pode avançar-se a hipótese de que o estado fisiológico das algas não aclimatizadas em laboratório correspondesse a uma situação intermédia entre o das plantas aclimatizadas a condições de Inverno e o das plantas aclimatizadas a condições de Verão.

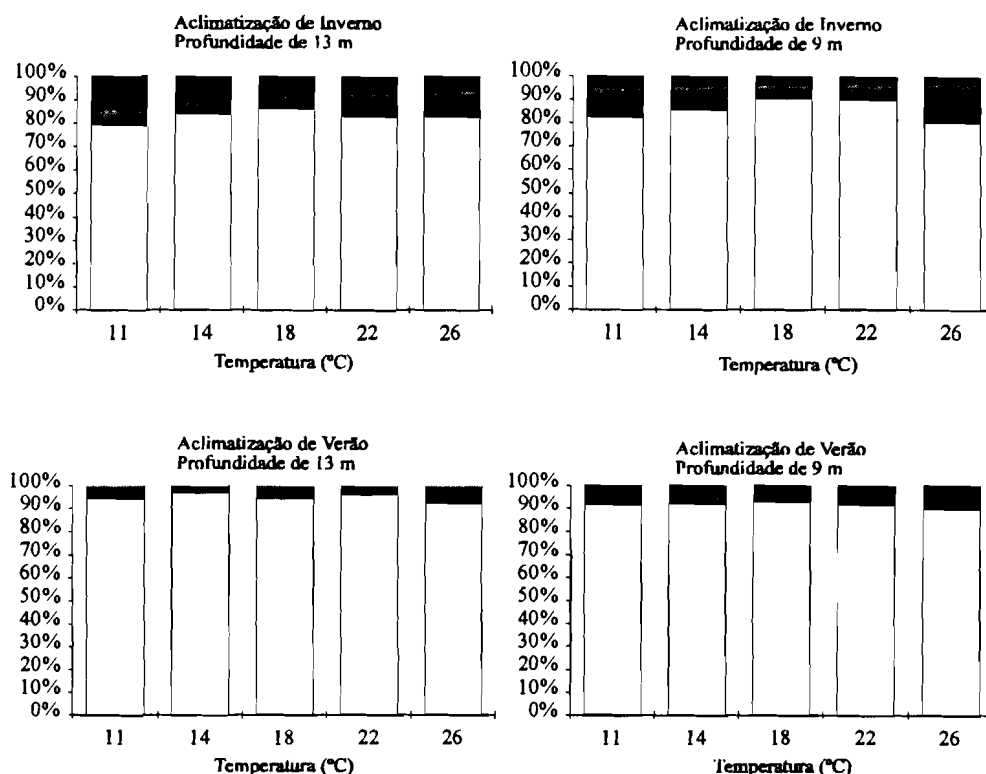


Fig. 6.36- Importância dos diferentes processos à intensidade luminosa óptima (I_{opt}): Fotossíntese \square , respiração ▨ e exsudação \blacksquare em função da temperatura, calculada para algas provenientes dos 4 tipos de aclimatização indicados na figura (ver texto).

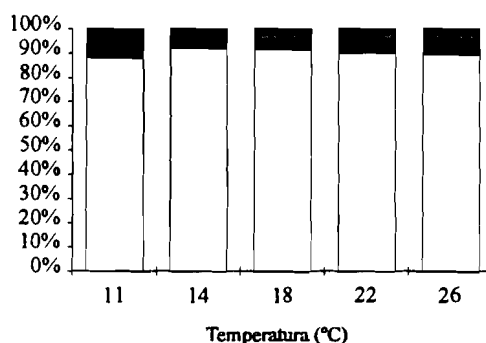


Fig.6.37 - Importância dos diferentes processos à intensidade luminosa óptima (I_{opt}): Fotossíntese \square , respiração ▨ e exsudação \blacksquare em função da temperatura, calculada para algas não aclimatizadas (ver texto).

Eficiência fotossintética

Na Tabela 6.12 apresentam-se os valores de eficiência fotossintética calculados através da expressão 5.45 e expressos em mmolC mol^{-1} de fótons (ver 5.2). Os resultados obtidos variam entre 7.94 e 23.94 mmolC mol^{-1} fótons, correspondendo a 6% e 19%

Resultados e discussão

do rendimento quântico máximo ($125 \text{ mmolC mol}^{-1}$ fotões segundo Raven (1984)), respectivamente. Os valores mais elevados são próximos dos resultados obtidos por Markager (1993) para a rodoficea *Porphyra purpurea*.

A eficiência fotossintética aumenta com a temperatura e é superior nas algas aclimatizadas a condições de Verão. O aumento com a temperatura deve-se à relação exponencial entre S e aquele parâmetro (ver acima).

Tabela 6.12 - Eficiência fotossintética em mmolC mol^{-1} de fotões para cada das temperaturas e pré-tratamentos testados.

Temperatura °C	Aclimatização de Inverno		Aclimatização de Verão		Algas não aclimatizadas
	13 m	9 m	13 m	9 m	
11	7.54	9.71	8.75	11.56	11.17
14	10.68	12.27	12.72	14.72	13.65
18	14.19	14.84	17.25	17.92	16.07
22	16.99	16.76	20.93	20.34	17.83
26	19.26	18.22	23.94	22.14	19.16

Em condições naturais, as frondes de *G. sesquipedale* não têm toda a sua superfície exposta constantemente à incidência directa da luz. No entanto, a ondulação mantém as algas em movimento constante e tende a expor periodicamente toda a sua superfície. Nas medições de produtividade efectuadas neste trabalho, as plantas incubadas não tinham toda a sua superfície exposta à incidência directa da luz das lâmpadas, devido à elevada ramificação que as frondes desta espécie tendem a desenvolver e à presença de várias plantas por frasco de incubação que poderiam constituir obstáculo à passagem da luz. No entanto, o movimento rotativo em que os frascos eram mantidos tendia a expor periodicamente a totalidade da superfície das frondes incubadas. As partes das algas que num dado momento se encontravam protegidas da luz recebiam somente radiação difusa, resultante da reflexão da radiação directa proveniente das lâmpadas nas paredes da câmara de incubação. Deste modo, as condições experimentais tinham uma certa similaridade com as condições naturais. Os valores de produtividade e eficiência fotossintética poderiam no entanto ser um pouco mais elevados se se incubasse

somente uma fronde por frasco, mas não poderiam ser utilizados em extrapolações para a situação real.

Quando as algas são sujeitas a intensidades luminosas susceptíveis de causar inibição da fotossíntese a exposição periódica à luz pode ser vantajosa, pois a fotoinibição depende do tempo (Platt *et al.*, 1980; Eilers & Peeters, 1993). Deste modo, se o período de exposição das diferentes partes das frondes for insuficiente para o desenvolvimento da fotoinibição a produtividade pode ser superior ao que seria caso a exposição à luz fosse constante. Foi demonstrado que para algumas espécies, a exposição à luz com uma periodicidade próxima da correspondente à passagem das ondas oceânicas (5 - 20s) pode aumentar a taxa fotossintética em relação a condições estacionárias sob as mesmas intensidades luminosas (Wing & Patterson, 1993; Wing *et al.*, 1993).

Considerações gerais

A partir dos resultados obtidos pode concluir-se que durante a aclimatização e apesar dos teores pigmentares iniciais terem variado entre os tratamentos, parece ter havido uma convergência dos mesmos ao longo da experiência.

É sabido que algas aclimatizadas a intensidades luminosas baixas tendem a aumentar o seu teor pigmentar e consequentemente a sua eficiência fotossintética (Falkowski, 1991). No entanto, a aclimatização a temperaturas elevadas tem um efeito semelhante (Davison, 1991). A conjugação destes dois fenómenos poderá ser a explicação da convergência observada nos teores em pigmentos. A ausência de diferenças significativas entre os teores pigmentares das algas aclimatizadas à mesma temperatura e a profundidades distintas - 9 e 13 m - poderá ser devida ao facto de as intensidades luminosas utilizadas diferirem pouco entre si.

Resultados e discussão

Em função do exposto não parece ser possível explicar as diferenças nas superfícies de resposta da produtividade em função da luz e da temperatura entre as algas provenientes das diferentes aclimatizações com base em alterações dos conteúdos pigmentares. Provavelmente, as referidas diferenças foram devidas a alterações a outros níveis da fotossíntese que não a captação da luz, tais como na fixação de CO₂, no transporte de electrões ou na actividade celular das enzimas do ciclo de Calvin.

Os resultados apresentados sugerem que efeitos de temperatura a longo prazo podem compensar efeitos da intensidade luminosa a longo prazo. As plantas aclimatizadas a condições de Verão apresentaram eficiências fotossintéticas iguais ou superiores às aclimatizadas a condições de Inverno, quando seria de esperar o contrário se se considerasse somente o efeito da intensidade luminosa (Falkowski, 1991).

Considerando a existência de biomassas consideráveis de *G. sesquipedale* no Cabo Espichel até profundidades superiores a 15 m, parece evidente que durante o Inverno, como consequência das baixas intensidades luminosas e temperaturas, não deverão ocorrer ganhos líquidos de biomassa em parte significativa das populações desta espécie. Este facto é agravado pela conjugação de menores eficiências fotossintéticas com taxas respiratórias mais elevadas durante o Inverno do que durante o Verão.

As conclusões deste trabalho confirmam a importância de conhecer a variabilidade sazonal dos parâmetros utilizados nos modelos de produtividade. Para entender completamente os mecanismos que levaram à obtenção destes resultados são necessários mais estudos sobre a interacção entre efeitos a longo prazo da temperatura e da luz.

6.4.- Modelação

Nos parágrafos seguintes serão descritos os resultados obtidos com as diferentes simulações efectuadas com o modelo desenvolvido neste estudo. O objectivo principal destas simulações não foi o de reproduzir fielmente as variações de biomassa observadas em condições naturais, embora se tenha procurado calibrar o modelo de modo a produzir resultados situados dentro da gama dos valores observados. Para tal efeito seria necessário um conhecimento rigoroso sobre uma série de parâmetros físicos e demográficos, tais como a turbidez da água, o recrutamento e a remoção de biomassa.

A variabilidade estocástica daqueles parâmetros é em grande parte responsável pelas variações de biomassa das algas em condições naturais. As medições efectuadas ao longo deste estudo possibilitaram obter algumas estimativas dos mesmos, mas não permitem descrever de modo rigoroso a sua variabilidade. Este é um problema comum a todos os modelos ecológicos. A sua utilidade reside na previsão do comportamento do sistema em "determinadas" condições que poderão não ser exactamente iguais às condições naturais. A comparação dos resultados obtidos sob diferentes condições pode permitir inferir conhecimentos importantes sobre o sistema em estudo.

6.4.1-Simulação de referência

Esta simulação foi efectuada como forma de calibrar e validar o modelo. A calibração foi efectuada fazendo variar o coeficiente de extinção da luz dentro da gama de valores medidos (0.14 - 0.57) (cf. - 5.3.1.2) de modo a que os resultados do modelo se ajustassem o melhor possível à variação de biomassa observada no período compreendido entre Maio de 1990 e Outubro de 1991. A escolha do coeficiente de extinção como parâmetro de calibração baseou-se na elevada sensibilidade do modelo a este parâmetro, que será demonstrada mais abaixo. No decorrer do presente estudo não foi possível efectuar um número significativo de medições para a obtenção de um valor

Resultados e discussão

médio representativo para o coeficiente de extinção. O valor escolhido durante a calibração do modelo foi 0.22. A utilização de um coeficiente de extinção constante é uma simplificação necessária na ausência de séries temporais de medições do mesmo.

Os valores de inicialização das diferentes variáveis e constantes envolvidas no modelo encontram-se na tabela 6.13. Estes valores são lidos a partir de um ficheiro de formato ASCII.

Os primeiros doze valores correspondem às biomassas das 12 classes utilizadas no modelo em Maio de 1991, segundo os resultados da amostragem realizada. Os seguintes doze valores correspondem às densidades numéricas das mesmas classes (indivíduos m^{-2}). Os valores designados por *Biomassa máxima*, seguidos do número da classe a que respeitam, correspondem aos limites máximos para as biomassas das classes. A razão da sua utilização foi explicada anteriormente (cf. - 5.3.1.1). Importa salientar que as doze classes se utilizam somente nos cálculos do modelo. Para efeito de apresentação de resultados as classes 2 a 6 e 7 a 11 são condensadas em duas, resultando num total de 4, com limites dimensionais iguais às classes utilizadas na análise da estrutura populacional (cf. - 5.1.2 e 5.3.1.1). Apresentam-se ainda os limites inferiores e superiores (em cm) do comprimento das algas de cada das classes. A profundidade mínima e máxima de integração de todos os cálculos (8 e 10 m, respectivamente) reportam-se ao zero hidrográfico e em cada passo de cálculo são corrigidas pela altura da maré (cf. - 5.3.1.1). A *Área*, corresponde à unidade de superfície a que se reportam todos os cálculos e exprime-se em m^2 . O *Tempo de resposta* e *Tempo de inibição* utilizam-se para designar o tempo de desenvolvimento pleno de resposta da fotossíntese quando as plantas são sujeitas a uma intensidade luminosa diferente de zero e o tempo de desenvolvimento da fotoinibição quando sujeitas a uma intensidade luminosa superior à crítica (cf. - 5.3.1.1). Na presente simulação estes valores são igualados a zero, pois assume-se que a resposta das algas à luz é instantânea. Os cálculos são efectuados sem utilizar as expressões 5.63 e 5.64. O

valor de mortalidade diária corresponde aos resultados das estimativas efectuadas conforme descrito anteriormente (cf. - 5.1.3). Os resultados obtidos nesta simulação apresentam-se nas Figs. 6.38, 6.39, 6.40 e 6.41.

Tabela 6.13 - Simulação de referência. Condições iniciais das variáveis e constantes empregues no modelo.

Condições iniciais			
Caixas	1		
Camadas	1		
Código do sistema	7		
Objecto	Variáveis Nome		
<i>Gelidium sesquipedale</i>	67	Biomassa 1	8.49
		Biomassa 2	8.32
		Biomassa 3	7.16
		Biomassa 4	10.24
		Biomassa 5	8.20
		Biomassa 6	5.04
		Biomassa 7	7.88
		Biomassa 8	6.50
		Biomassa 9	7.89
		Biomassa 10	5.79
		Biomassa 11	6.58
		Biomassa 12	34.24
		Densidade 1	2178.1
			3
		Densidade 2	415.60
		Densidade 3	270.39
		Densidade 4	300.43
		Densidade 5	190.27
		Densidade 6	100.14
		Densidade 7	130.19
		Densidade 8	90.13
		Densidade 9	95.14
		Densidade 10	60.09
		Densidade 11	60.09
		Densidade 12	200.29

Tabela 6.13 (Cont.)

Biomassa máxima 1	50
Biomassa máxima 2	60
Biomassa máxima 3	60
Biomassa máxima 4	60
Biomassa máxima 5	60
Biomassa máxima 6	60
Biomassa máxima 7	50
Biomassa máxima 8	50
Biomassa máxima 9	50
Biomassa máxima 10	50
Biomassa máxima 11	50
Biomassa máxima 12	100
Comp. máximo 1	5
Comp. máximo 2	6
Comp. máximo 3	7
Comp. máximo 4	8
Comp. máximo 5	9
Comp. máximo 6	10
Comp. máximo 7	11
Comp. máximo 8	12
Comp. máximo 9	13
Comp. máximo 10	14
Comp. máximo 11	15
Comp. máximo 12	50
Comp. mínimo 1	0
Comp. mínimo 2	5
Comp. mínimo 3	6
Comp. mínimo 4	7
Comp. mínimo 5	8
Comp. mínimo 6	9
Comp. mínimo 7	10
Comp. mínimo 8	11
Comp. mínimo 9	12
Comp. mínimo 10	13
Comp. mínimo 11	14
Comp. mínimo 12	15
Profundidade mínima	8
Profundidade máxima	10
Área	1
Tempo de resposta	0
Tempo de inibição	0
Mortalidade diária	0.0079
Coeficiente de extinção	0.22

Na Fig. 6.38 demonstram-se as previsões do modelo e os resultados observados para o mesmo período e respectivos limites de confiança. O valor de biomassa utilizado para inicializar o modelo foi igual ao medido no Cabo Espichel em Maio de 1990 - 116 g (peso seco) m^{-2} . Conforme se pode observar, as estimativas encontram-se na quase totalidade dentro dos limites de confiança dos valores médios observados, tendendo no entanto a sobrestimar os valores mínimos e a subestimar os valores máximos.

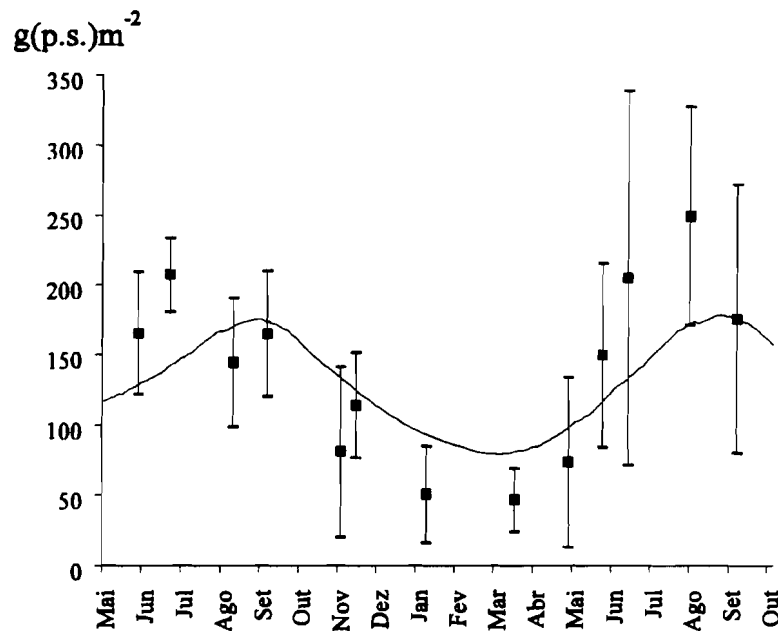


Fig. 6.38 - Simulação de referência. Variação da densidade de biomassa. Resultados do modelo (linha contínua) e valores observados (quadrados). As barras verticais correspondem aos limites de confiança ao nível de significância de 95% dos valores médios observados.

Para a maior amplitude observada nos valores medidos contribui possivelmente a variabilidade de vários parâmetros físicos, tais como a turbidez da água, supostamente mais elevada durante os meses de Inverno, quando o hidrodinamismo é mais acentuado. A utilização de um coeficiente de extinção médio tende a amortecer a variabilidade dos resultados do modelo. A correlação entre os valores medidos e estimados é de 0.74 ($p < 0.05$).

Na Fig. 6.39 pode observar-se a variação de biomassa prevista pelo modelo ao longo de quase cinco anos de simulação. A partir do terceiro ano o modelo permanece estável, com picos de biomassa que rondam os 200 g de peso seco por m^2 .

Resultados e discussão

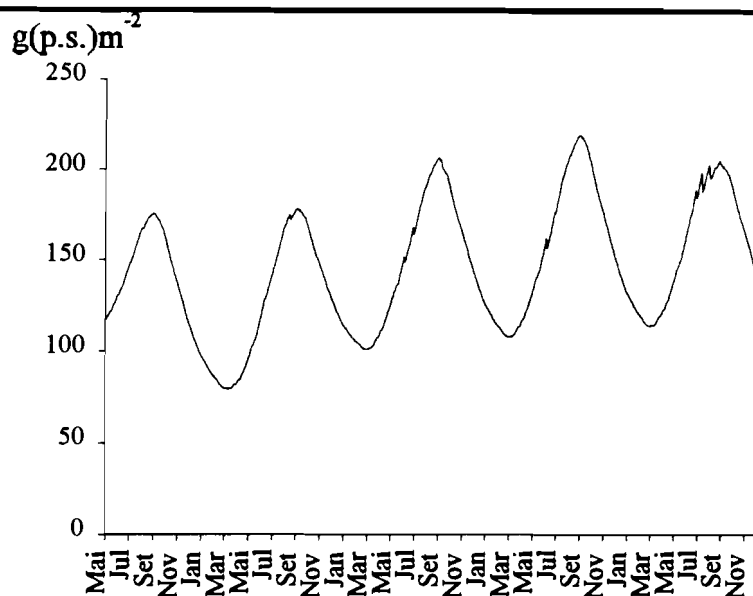


Fig. 6.39 - Simulação de referência. Variação da densidade de biomassa ao longo de vários anos de simulação.

Na tabela 6.14 sintetizam-se os resultados de modelo relativos à produtividade, produção de matéria particulada, exsudação e respiração para o período compreendido entre Maio de 1990 e Maio de 1991.

Tabela 6.14 - Resultados da simulação de referência. PPB e PPL - Produtividade primária bruta e líquida, respectivamente; MOP - Matéria orgânica particulada resultante da quebra das frondes; MOD - Matéria orgânica dissolvida (exsudação) e R - Respiração. Todos os valores expressos em g m^{-2} de peso seco, de carbono, de azoto e de fósforo (ver texto).

	PPB	PPL	PPB/ Biomassa	MOP	MOD	R
Peso seco	339.1	187.4	2.9	210.0	51.1	100.6
Carbono	143.2	79.2	-	88.7	21.7	42.5
Azoto	11.9	6.6	-	7.4	1.8	3.5
Fósforo	0.2	0.1	-	0.1	0.0	0.1

O valor de produtividade líquida calculado é bastante próximo do valor apresentado na tabela 6.01 e obtido com o método descrito em 5.1.5 - $162.5 \text{ g m}^{-2}\text{dia}^{-1}$. Note-se que o total de biomassa perdida é superior à biomassa produzida, porque no período a que se reportam os cálculos (Maio de 1990 - Maio de 1991) houve uma diminuição de biomassa (Fig. 6.38).

Considerando que os resultados do modelo são a melhor aproximação que se consegue para calcular a produtividade bruta, recorrer-se-á aos mesmos nas estimativas que se seguem. Cerca de 58% da biomassa removida perde-se sob a forma de matéria particulada, 14% sob a forma de matéria orgânica solúvel e 28% através da respiração. Khailov & Burlakova (1969) obtiveram estimativas para as quantidades de matéria orgânica exsudada que variaram entre 56.7 e 19.4% da produtividade bruta de diferentes espécies de algas vermelhas. Os resultados do modelo levam a uma estimativa de 15% que é próxima das estimativas mais baixas obtidas por aqueles autores. Johnston *et al.* (1977) *fide* Kremer (1981) estimou os gastos respiratórios de *Laminaria saccharina* em 37% da matéria orgânica fixada. Neste estudo obteve-se um valor de cerca de 30%.

O valor relativo à fixação anual de azoto através da produtividade bruta permite estimar a sua fixação média diária em aproximadamente 0.03 g m^{-2} . A comparação deste valor com a quantidade de azoto disponível numa coluna de água com um metro quadrado de base e uma altura de 10 m (próxima da profundidade de colheita das algas), considerando que a concentração média de azoto amoniacal de nitrato e nitrito foi de $2.66 \mu\text{mol l}^{-1}$, é de aproximadamente 3.7 g. Seguindo um raciocínio semelhante pode estimar-se o consumo médio diário de fósforo em $5 \times 10^{-4} \text{ g m}^{-2}$ e a quantidade média disponível na coluna de água em 0.9 g. Face a estes resultados e assumindo que a coluna de água é homogénea, conclui-se que a quantidade de nutrientes disponíveis diariamente na mesma supera em duas a três ordens de grandeza as quantidades fixadas pelo *Gelidium*. Este resultado não implica que não haja limitação por nutrientes, pois o facto de a sua quantidade ser suficiente em termos médios, apesar da presença na área de fitoplâncton e outras macroalgas, as suas concentrações poderão apresentar valores limitantes da produtividade primária da espécie em estudo.

Na Fig. 6.40 apresentam-se as variações de biomassas das classes previstas pelo modelo. As classes 2 e 3 são geralmente as de maior biomassa. A importância das

Resultados e discussão

classes de maiores dimensões é máxima durante o Verão. O pressuposto de que dentro de cada classe as frequências dos tamanhos seguem a lei normal permite calcular as transferências entre as mesmas de modo contínuo conforme descrito anteriormente (cf. - 5.3.1).

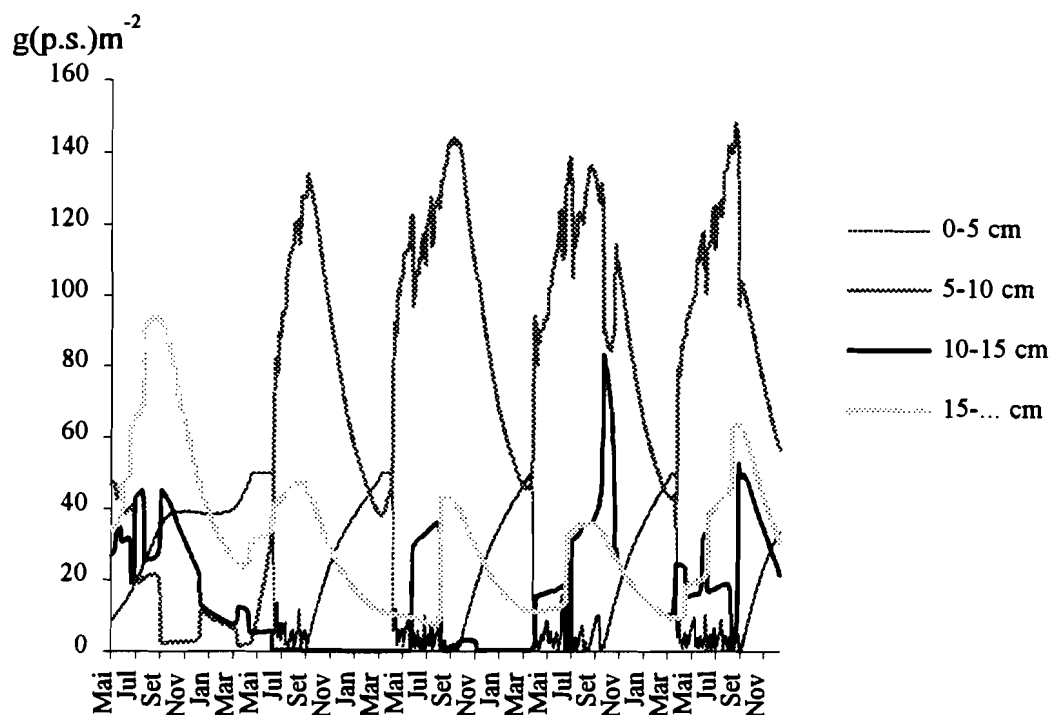


Fig. 6.40 - Simulação de referência. Variação da densidade de biomassa das quatro classes consideradas.

Por comparação com a Fig. 6.03, pode verificar-se que os resultados do modelo nos dois primeiros anos de simulação não seguem um padrão semelhante ao observado no respeitante à distribuição de biomassa entre as classes. Tal facto deve-se ao tempo que o modelo leva a estabilizar. A partir do terceiro ano de simulação os resultados obtidos seguem um padrão que é muito semelhante ao observado no campo. Importa salientar que os níveis máximos de biomassa atingidos são bastante semelhantes aos observados no anos de 1990-91 para as classes consideradas, embora haja uma certa tendência para sobrestimar as biomassas das classes 1 e 4 durante alguns períodos. As classes de maiores dimensões atingem os seus níveis máximos de biomassa durante o Verão. À medida que crescem em comprimento tendem a quebrar-se mais podendo ingressar nas classes de menores dimensões. Durante o Outono e Inverno as produtividades líquidas

negativas (ver abaixo) explicam as grandes perdas de biomassa de todas as classes. O recrutamento, que se assume igual à mortalidade, assegura a entrada de indivíduos na classe 1 que se vão transferindo para as classes de maiores dimensões.

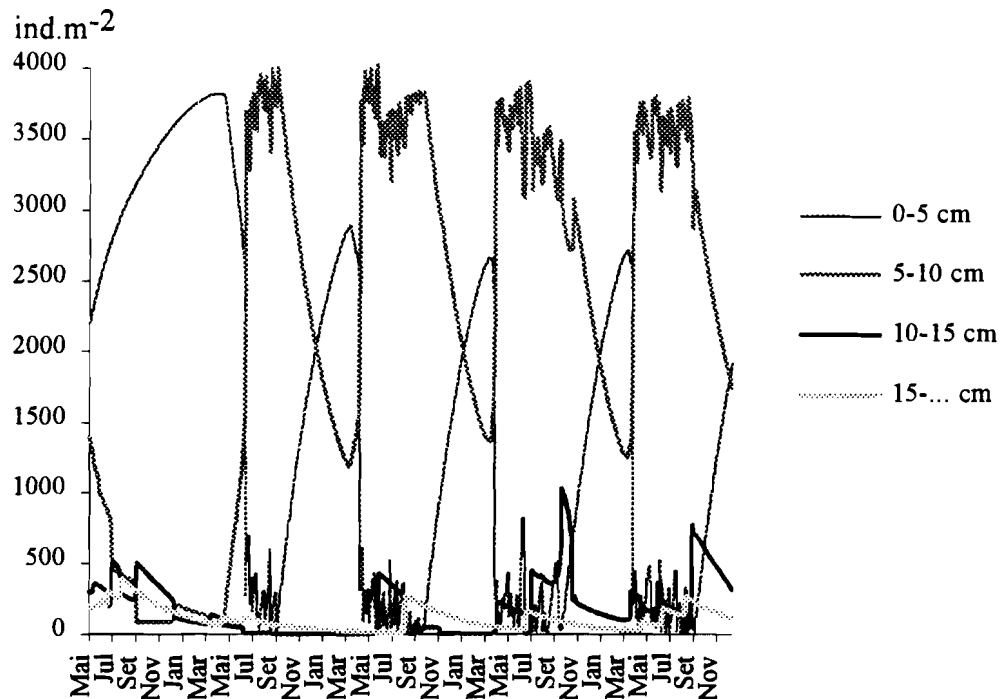


Fig. 6.41 - Simulação de referência. Variação da densidade numérica das quatro classes consideradas.

Na Fig. 6.41 apresentam-se os resultados relativos à variação da densidade numérica das classes. É bastante nítida a transição de indivíduos de todas as classes para a classe 1 durante o Outono e Inverno. A maior parte dos recrutas provêm da classe 2. Durante a Primavera e Verão assiste-se à transferência de indivíduos das classes menores para as classes maiores. Os resultados obtidos não são comparáveis com os valores medidos (Fig. 6.04) por se ter assumido no modelo que o recrutamento é igual à mortalidade, condição necessária para que a população atinja o estado estacionário.

Na Fig. 6.42 apresentam-se os valores de produtividade bruta e líquida diária calculados pelo modelo. Verifica-se que durante os meses de Inverno a produtividade líquida é predominantemente negativa. Os valores máximos são inferiores a $2.50 \text{ g m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$. Os resultados obtidos de acordo com o método para o cálculo da produtividade

Resultados e discussão

descrito neste trabalho (cf. - 5.1.5) e sintetizados na Fig. 6.09 apresentam uma amplitude significativamente superior, com um máximo e um mínimo próximos de 7 e -2 g m⁻² dia⁻¹, respectivamente. No entanto a maioria dos valores observados encontram-se bastante próximos dos calculados pelo modelo.

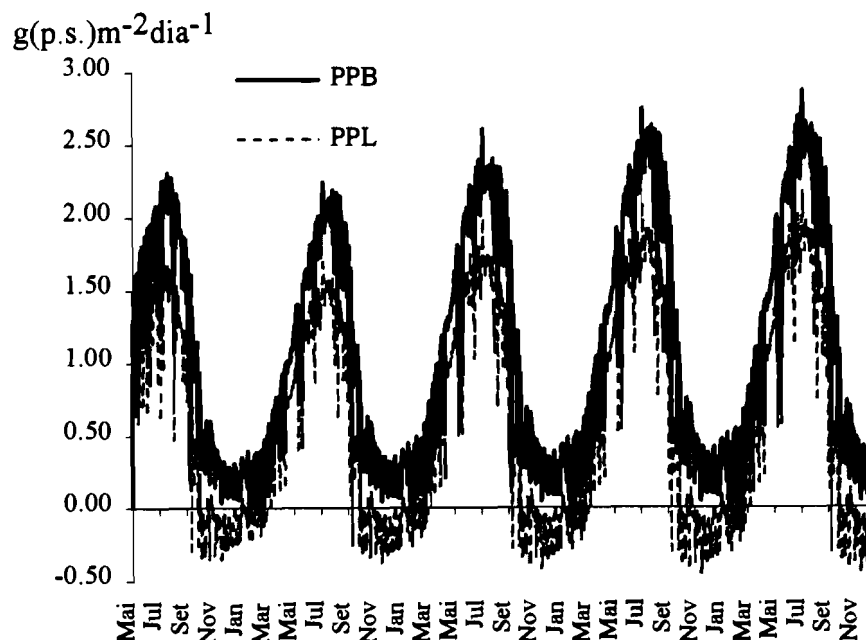


Fig. 6.42 - Simulação de referência. Produtividade bruta e líquida diárias.

6.4.2-Análise de sensibilidade

6.4.2.1 - Coeficiente de extinção da luz

Diminuição do coeficiente de extinção

Nesta simulação procurou-se demonstrar a sensibilidade do modelo a uma diminuição do coeficiente de extinção da luz. Assumiu-se um coeficiente de extinção de 0.198, ou seja 10% mais baixo do que o valor utilizado na simulação anterior - 0.22. Todas as outras condições iniciais são iguais às apresentadas na tabela 6.13.

Nas Figs. 6.43, 6.44 e 6.45 apresentam-se os resultados obtidos. Por comparação da Fig. 6.43 com a Fig. 6.39 verifica-se que os níveis de biomassa atingidos são mais elevados nesta simulação do que na primeira. A análise da Fig. 6.44 permite concluir que a diferença se deve principalmente às classes de maiores dimensões que atingem biomassas muito mais elevadas do que as previstas pela simulação de referência.

A produtividade bruta calculada pelo modelo foi de $480.8 \text{ g m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$ e a produtividade líquida de $302.5 \text{ g m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$. Assim, uma redução de 10% do coeficiente de extinção médio produziu um aumento de 42% na produtividade bruta e de 61% na produtividade líquida. A análise da Fig. 6.45 revela valores diários de produtividade mais elevados do que os obtidos na simulação de referência. No entanto, subsistem valores negativos de produtividade líquida durante os meses de Outono e Inverno .

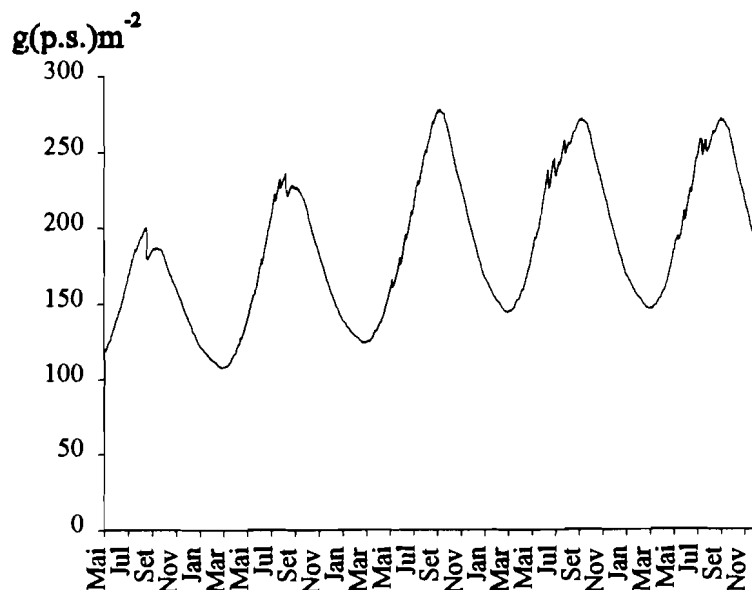


Fig. 6.43 - Análise de sensibilidade ao coeficiente de extinção da luz (diminuição de 10% relativamente à simulação de referência). Variação da densidade de biomassa ao longo de vários anos de simulação.

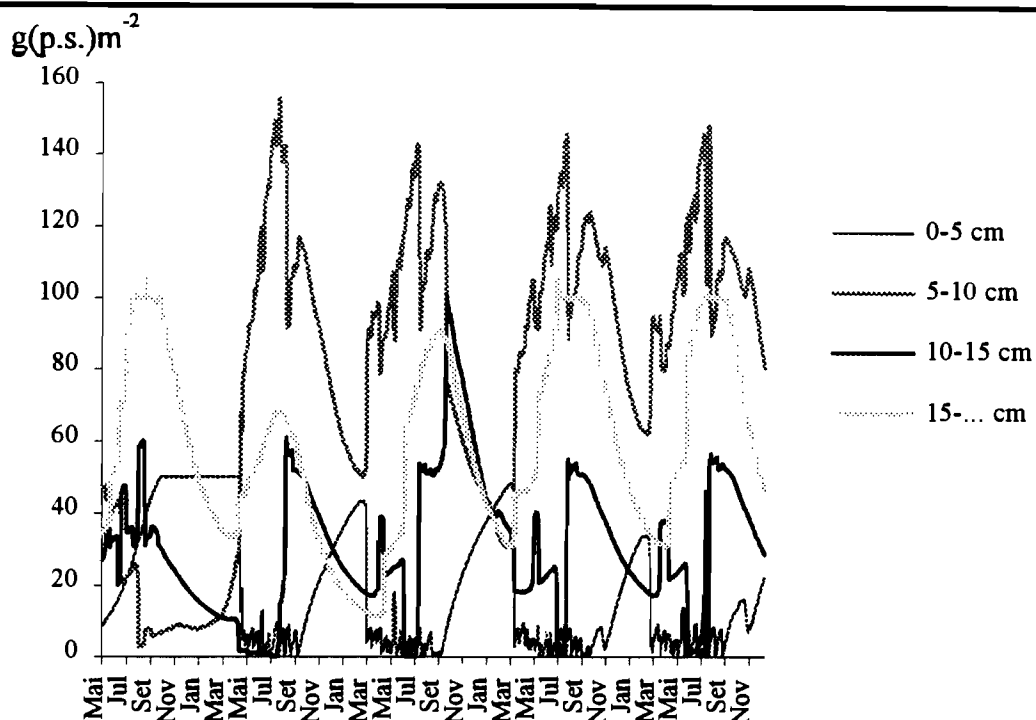


Fig. 6.44 - Análise de sensibilidade ao coeficiente de extinção da luz (diminuição de 10% relativamente à simulação de referência). Variação da densidade de biomassa das quatro classes consideradas.

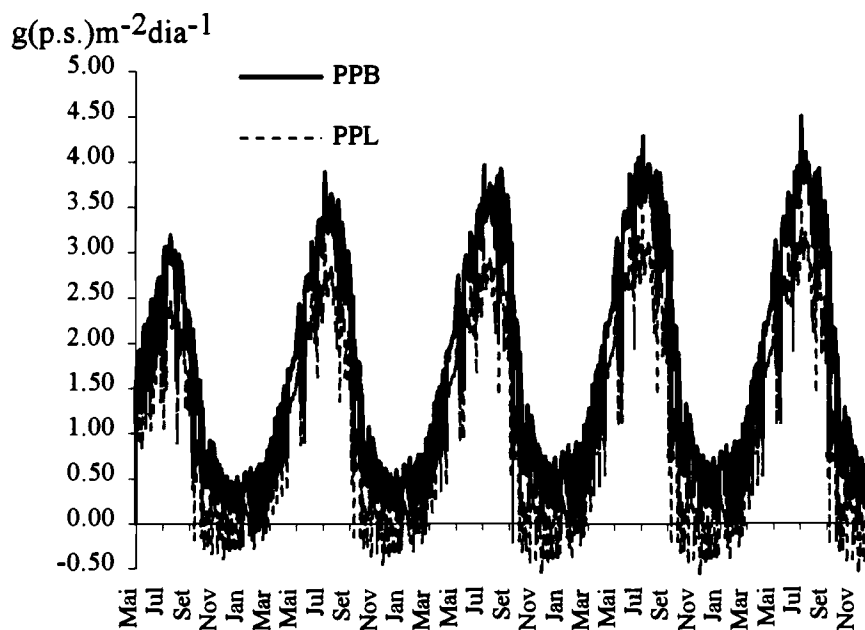


Fig. 6.45 - Análise de sensibilidade ao coeficiente de extinção da luz (diminuição de 10% relativamente à simulação de referência). Produtividade bruta e líquida diárias.

Aumento do coeficiente de extinção

Nesta simulação assumiu-se um coeficiente de extinção de 0.242, ou seja 10% mais elevado do que o valor utilizado na simulação de referência. Todas as outras condições iniciais são iguais às apresentadas na tabela 6.13.

Nas Figs. 6.46, 6.47 e 6.48 apresentam-se os resultados obtidos. Por comparação da Fig. 6.46 com a Fig. 6.39 verifica-se que os níveis de biomassa previstos são mais baixos do que os da simulação de referência, embora apresentem uma tendência crescente, que leva a uma redução da diferença entre ambas as simulações ao longo do tempo. A análise da Fig. 6.47 permite concluir que as classes mais afectadas pelo aumento do coeficiente de extinção são as de maiores dimensões. Após grandes perdas de biomassa durante o Outono e Inverno, a intensidade luminosa não é suficiente para assegurar o crescimento de indivíduos para aquelas classes.

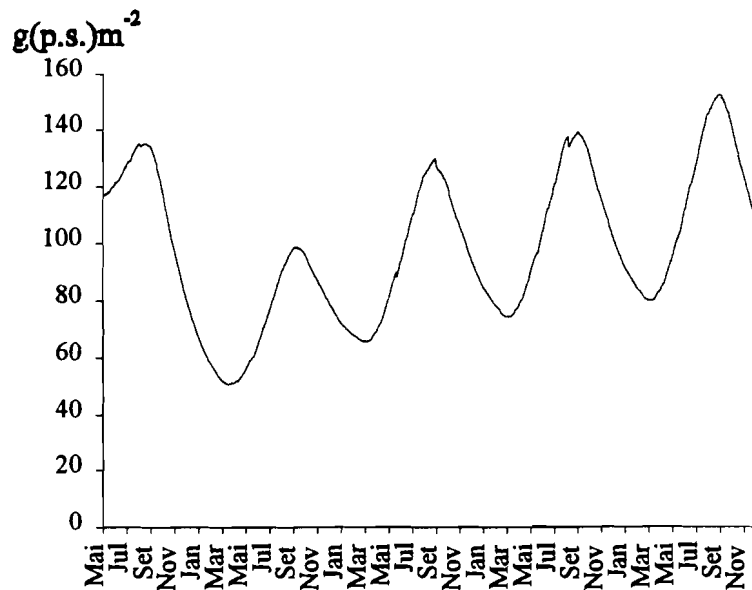


Fig. 6.46 - Análise de sensibilidade ao coeficiente de extinção da luz (aumento de 10% relativamente à simulação de referência). Variação da densidade de biomassa ao longo de vários anos de simulação.

A produtividade bruta calculada pelo modelo foi de 218.6 g m⁻² ano⁻¹ e a produtividade líquida de 102.4 g m⁻² ano⁻¹. Assim, um aumento de 10% do coeficiente

Resultados e discussão

de extinção médio produziu uma redução de 36% na produtividade bruta e de 45% na produtividade líquida.

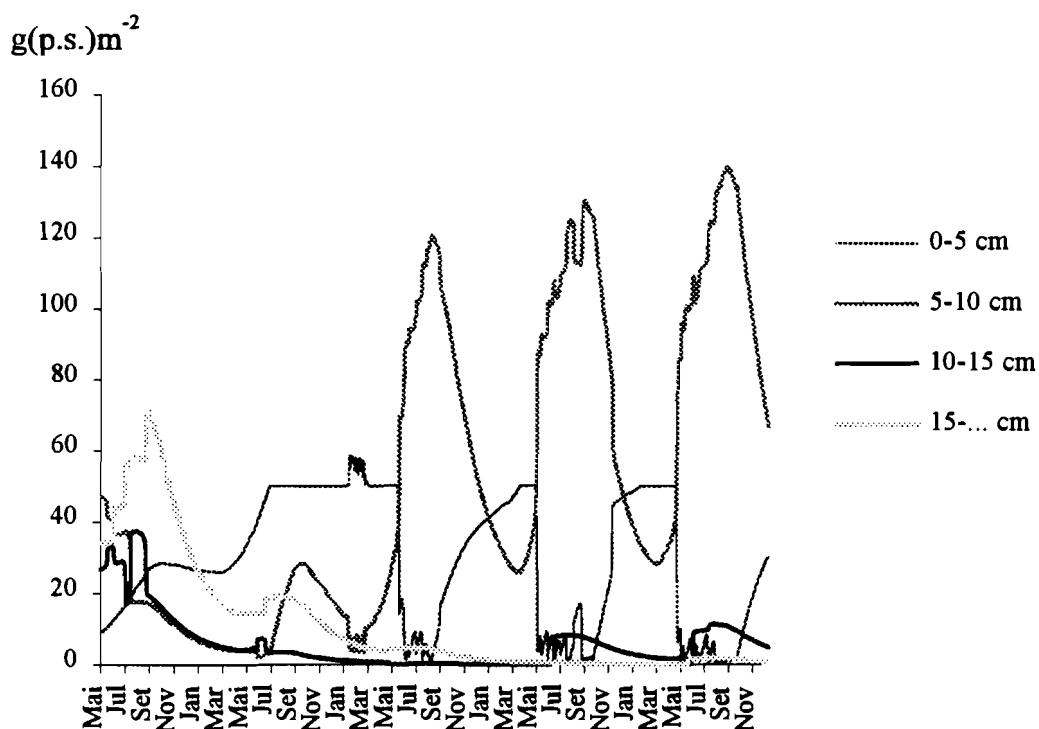


Fig. 6.47 - Análise de sensibilidade ao coeficiente de extinção da luz (aumento de 10% relativamente à simulação de referência). Variação da densidade de biomassa das quatro classes consideradas.

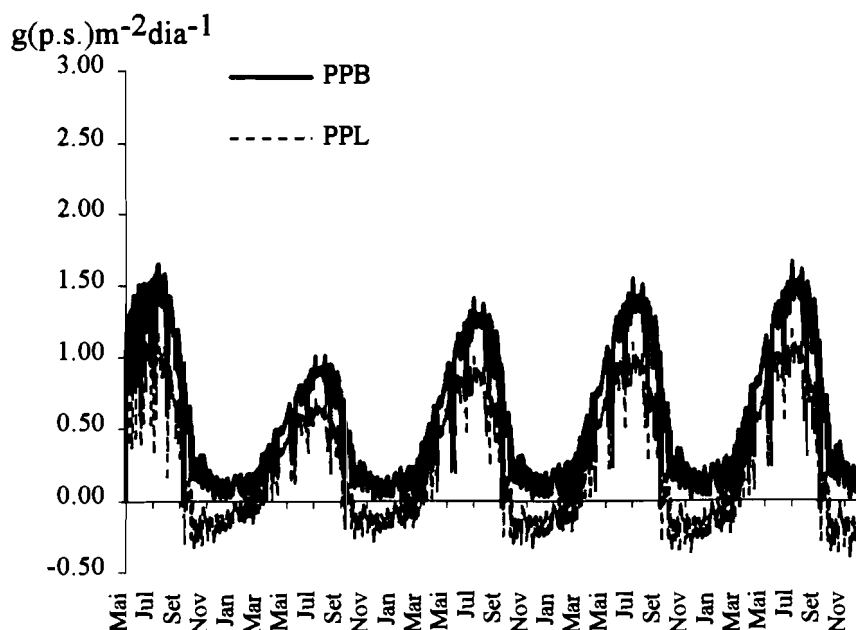


Fig. 6.48 - Análise de sensibilidade ao coeficiente de extinção da luz (aumento de 10% relativamente à simulação de referência). Produtividade bruta e líquida diárias.

Na Fig. 6.48 verifica-se que os níveis de produtividade diária atingidos são inferiores aos previstos pelas simulações anteriores. Os resultados das duas últimas simulações permitem concluir que tanto a produtividade líquida como a produtividade bruta são muito sensíveis ao coeficiente de extinção da luz sendo a primeira mais sensível do que a segunda. A maior sensibilidade da produtividade líquida explica-se pelo facto de que as variações na produtividade bruta resultantes de alterações do ambiente luminoso, não são seguidas por variações proporcionais nas taxas respiratórias. Deste modo, se a produtividade bruta aumenta a respiração mantém-se nos níveis habituais pelo que a produtividade líquida aumenta proporcionalmente mais do que a produtividade bruta. No caso de uma diminuição da produtividade bruta observa-se o oposto.

6.4.2.2 - Sensibilidade às condições iniciais

Aumento da densidade de biomassa inicial

Esta simulação e a seguinte efectuaram-se com o objectivo de avaliar a sensibilidade do modelo às condições iniciais de densidade de biomassa e efectivos das diferentes classes. A importância desta simulação reside na necessidade de compreender quais as consequências da variabilidade estocástica da biomassa nas previsões do comportamento da população.

À excepção dos valores iniciais de biomassa e densidade todas as condições são iguais às da simulação de referência. Os valores iniciais de biomassa são correspondentes ao limite superior do valor médio (nível de significância de 95%) medido em Maio de 1990. As densidades foram calculadas com base nas novas biomassas. Na tabela 6.15 apresentam-se os valores iniciais de biomassa e densidade das 12 classes utilizadas nos cálculos. A biomassa total inicial é 39% mais elevada do que na simulação de referência, ou seja, $161.41 \text{ g(p.s.) m}^{-2}$.

Resultados e discussão

Tabela 6.15 - Análise de sensibilidade à biomassa inicial (limite superior do valor médio de Maio de 1990). Condições iniciais de biomassa e densidade.

Biomassa 1	11.78	Densidade 1	3022.19
Biomassa 2	11.55	Densidade 2	576.65
Biomassa 3	9.94	Densidade 3	375.17
Biomassa 4	14.20	Densidade 4	416.85
Biomassa 5	11.37	Densidade 5	264.01
Biomassa 6	7.00	Densidade 6	138.95
Biomassa 7	10.93	Densidade 7	180.64
Biomassa 8	9.02	Densidade 8	125.06
Biomassa 9	10.94	Densidade 9	132.00
Biomassa 10	8.03	Densidade 10	83.37
Biomassa 11	9.13	Densidade 11	83.37
Biomassa 12	47.51	Densidade 12	277.90

Nas Figs. 6.49, 6.50 e 6.51 apresentam-se os resultados obtidos. Os níveis de biomassa atingidos (Fig.6.49) são superiores aos previstos na simulação de referência (Fig. 6.39). Por comparação da Fig. 6.50 com a Fig. 6.39 verifica-se que as classes 2 e 4 são as que sofrem um aumento mais notório de biomassa. No entanto, a estrutura populacional obtida a partir do terceiro ano de simulação é semelhante à prevista pela simulação de referência.

A produtividade bruta calculada foi de $447.2 \text{ g m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$ e a produtividade líquida de $250.3 \text{ g m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$ (Maio de 1990 - Maio de 1991). Em relação à simulação de referência a produtividade bruta aumentou cerca de 24% e a produtividade líquida cerca de 25%. Considerando que a variação na biomassa inicial relativamente à simulação de referência foi proporcionalmente muito superior à diminuição do coeficiente de extinção na penúltima simulação e, que as variações na produtividade bruta e líquida foram inferiores, pode concluir-se que o modelo é menos sensível a variações nas condições iniciais de biomassa e densidade do que no coeficiente de extinção da luz.

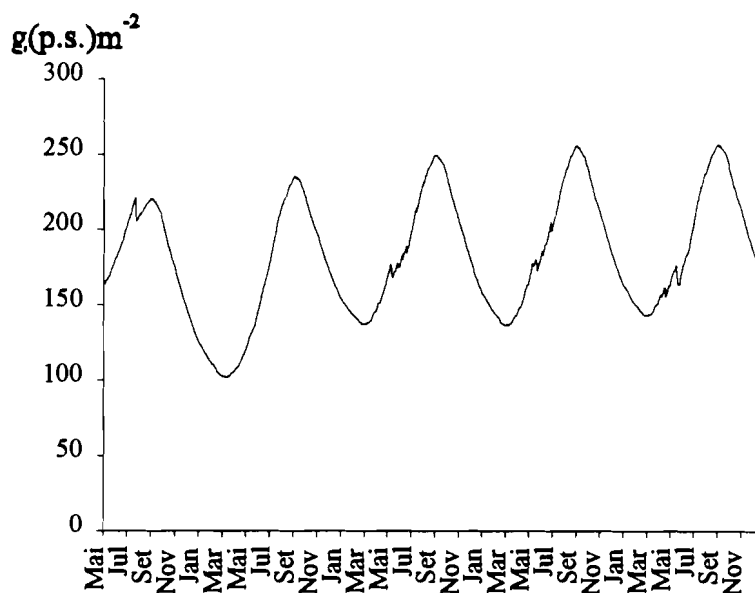


Fig. 6.49 - Análise de sensibilidade à biomassa inicial (limite superior do valor médio de Maio de 1990). Variação da densidade de biomassa ao longo de vários anos de simulação.

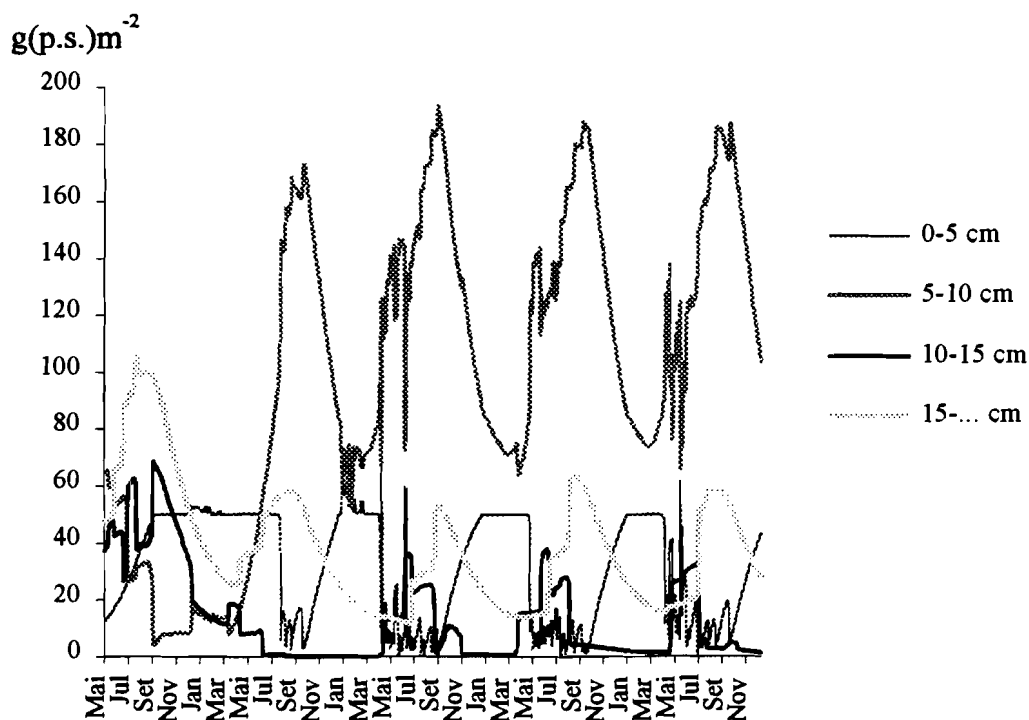


Fig. 6.50 - Análise de sensibilidade à biomassa inicial (limite superior do valor médio de Maio de 1990). Variação da densidade de biomassa das quatro classes consideradas.

Na Fig. 6.51 apresentam-se os resultados relativos à produtividade bruta e líquida diárias. Os valores obtidos são inferiores aos previstos simulação em que se assumiu

Resultados e discussão

um coeficiente de extinção inferior, apesar da biomassa inicial ser superior. Este resultado confirma a maior importância relativa do coeficiente de extinção da luz nas previsões do modelo.

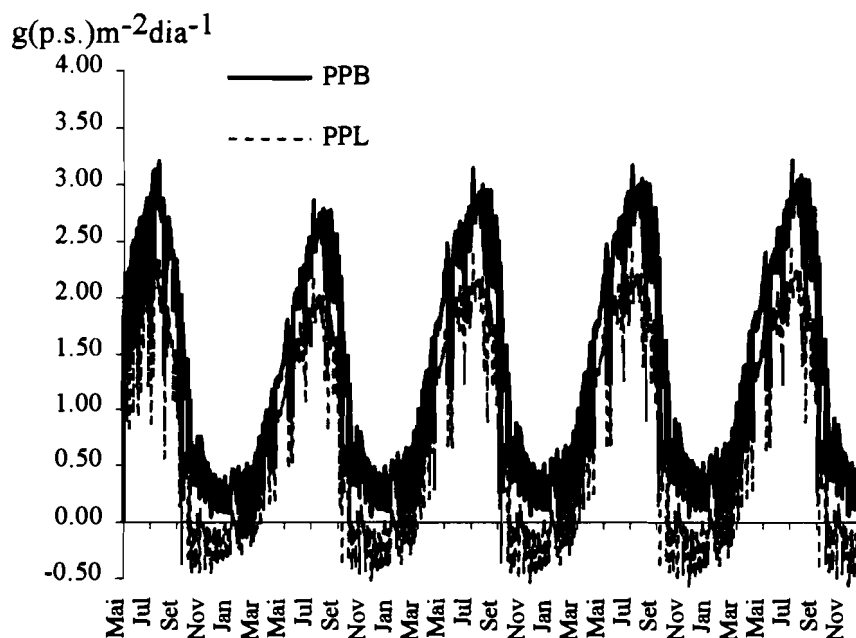


Fig. 6.51 - Análise de sensibilidade à biomassa inicial (limite superior do valor médio de Maio de 1990). Produtividade bruta e líquida diárias.

Diminuição da densidade de biomassa inicial

Nesta simulação à exceção dos valores iniciais de biomassa e densidade das classes, todas as condições iniciais são iguais as da simulação de referência. Por oposição à simulação anterior, no caso presente as biomassas e densidades correspondem ao limite inferior do valor médio (nível de significância de 95%) medido em Maio de 1990. As densidades foram calculadas com base nas novas biomassas. Na tabela 6.16 apresentam-se os valores iniciais de biomassa e densidade das 12 classes utilizadas nos cálculos. A biomassa total inicial é de $71.3 \text{ g(p.s.) m}^{-2}$, ou seja, cerca de 39% inferior ao valor da simulação de referência.

Tabela 6.16 - Análise de sensibilidade à biomassa inicial (limite inferior do valor médio de Maio de 1990). Condições iniciais de biomassa e densidade.

Biomassa 1	5.20	Densidade 1	1334.25
Biomassa 2	5.10	Densidade 2	254.58
Biomassa 3	4.39	Densidade 3	165.63
Biomassa 4	6.27	Densidade 4	184.03
Biomassa 5	5.02	Densidade 5	116.55
Biomassa 6	3.09	Densidade 6	61.34
Biomassa 7	4.83	Densidade 7	79.75
Biomassa 8	3.98	Densidade 8	55.21
Biomassa 9	4.83	Densidade 9	58.28
Biomassa 10	3.55	Densidade 10	36.81
Biomassa 11	4.03	Densidade 11	36.81
Biomassa 12	20.97	Densidade 12	122.69

Nas Figs. 6.52, 6.53 e 6.54 apresentam-se os resultados da simulação. Como seria de esperar os níveis de biomassa previstos são mais baixos (Fig. 6.52) do que os da simulação de referência (Fig. 6.39). A estrutura populacional obtida é semelhante à desta simulação, embora com picos de biomassa inferiores, especialmente para a classe 2 que é a dominante em termos de biomassa.

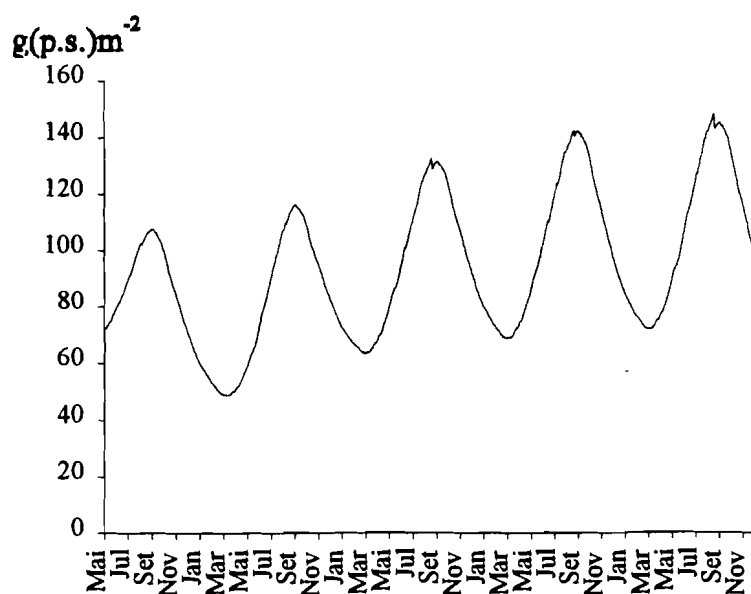


Fig. 6.52 - Análise de sensibilidade à biomassa inicial (limite inferior do valor médio de Maio de 1990). Variação da densidade de biomassa ao longo de vários anos de simulação.

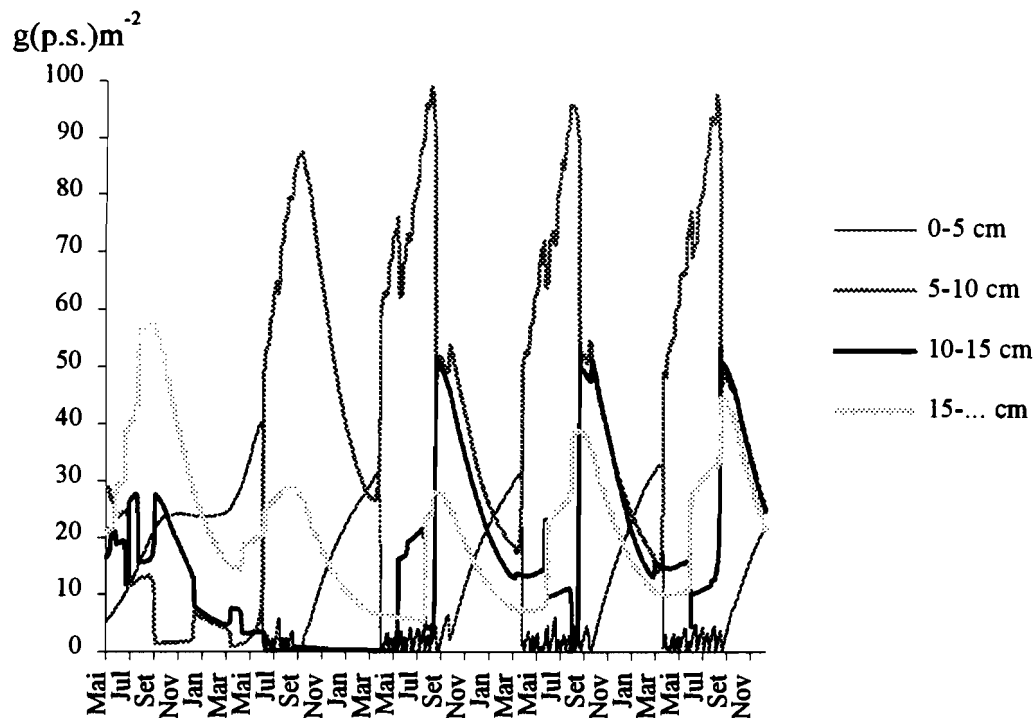


Fig. 6.53 -Análise de sensibilidade à biomassa inicial (limite inferior do valor médio de Maio de 1990). Variação da densidade de biomassa das quatro classes consideradas.

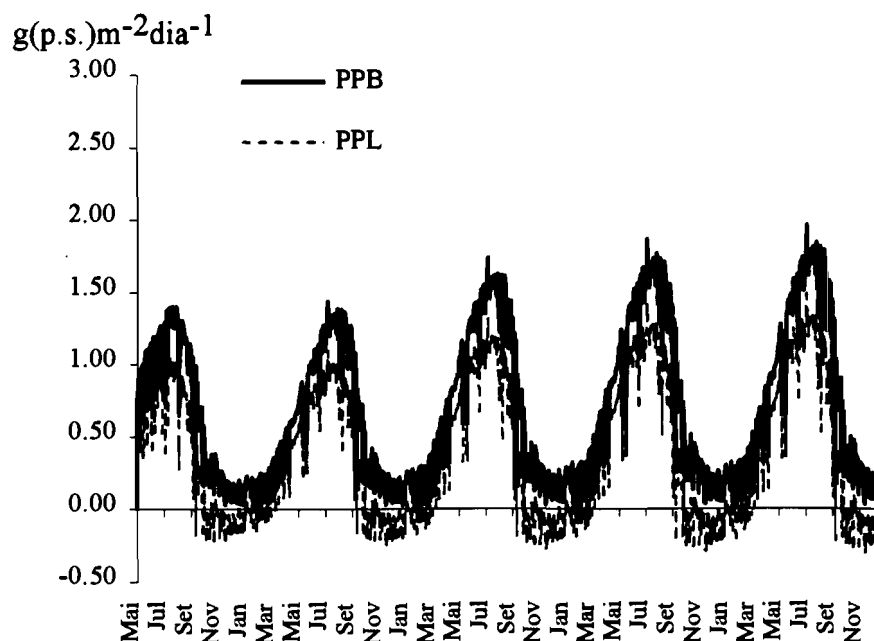


Fig. 6.54 - Análise de sensibilidade à biomassa inicial (limite inferior do valor médio de Maio de 1990). Produtividade bruta e líquida diárias.

A produtividade bruta calculada foi de $207.7 \text{ g m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$ e a produtividade líquida de $114.8 \text{ g m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$ (Maio de 1990 - Maio de 1991). Em relação à simulação de referência a produtividade bruta e a produtividade líquida diminuíram cerca de 29%. Os resultados obtidos confirmam a maior importância relativa do coeficiente de extinção da luz nas previsões do modelo do que das condições iniciais de biomassa e densidade. Na Fig. 6.54 apresentam-se os resultados respeitantes à produtividade bruta e líquida diárias.

6.4.2.3 - Sensibilidade aos tempos de desenvolvimento da fotossíntese e da fotoinibição

Sensibilidade ao tempo de desenvolvimento da fotoinibição

As condições iniciais desta simulação são as mesmas da simulação de referência, excepto que se assumiu um tempo de desenvolvimento da fotoinibição de meia hora, que corresponde ao valor mínimo referido por Pahl-Wostl & Imboden (1990). Os resultados apresentam-se nas Figs. 6.55, 6.56 e 6.57.

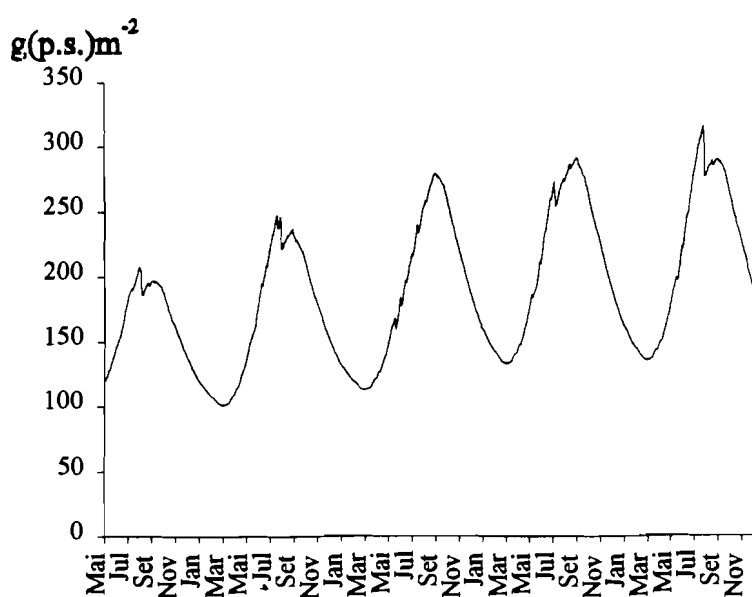


Fig. 6.55 - Análise de sensibilidade ao tempo de desenvolvimento da fotoinibição. Variação da densidade de biomassa ao longo de vários anos de simulação.

Resultados e discussão

Conforme se pode concluir da análise da Fig. 6.55 e da sua comparação com a variação de biomassa prevista na simulação de referência (Fig. 6.39), o modelo dinâmico de produtividade leva a níveis de biomassa muito superiores, apesar de se ter utilizado um tempo de resposta da fotoinibição de somente 30 minutos. A estrutura populacional obtida (Fig. 6.56) revela um padrão semelhante à da simulação de referência, com as classes 2, 3 e 4 a atingirem no entanto níveis de biomassa superiores.

A produtividade bruta calculada foi de $485.0 \text{ g m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$ e a produtividade líquida de $305.0 \text{ g m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$, sendo estes os valores mais elevados que se obtiveram em todas as simulações efectuadas. Em relação à simulação de referência a produtividade bruta e a produtividade líquida aumentaram cerca de 30% e 39%, respectivamente.

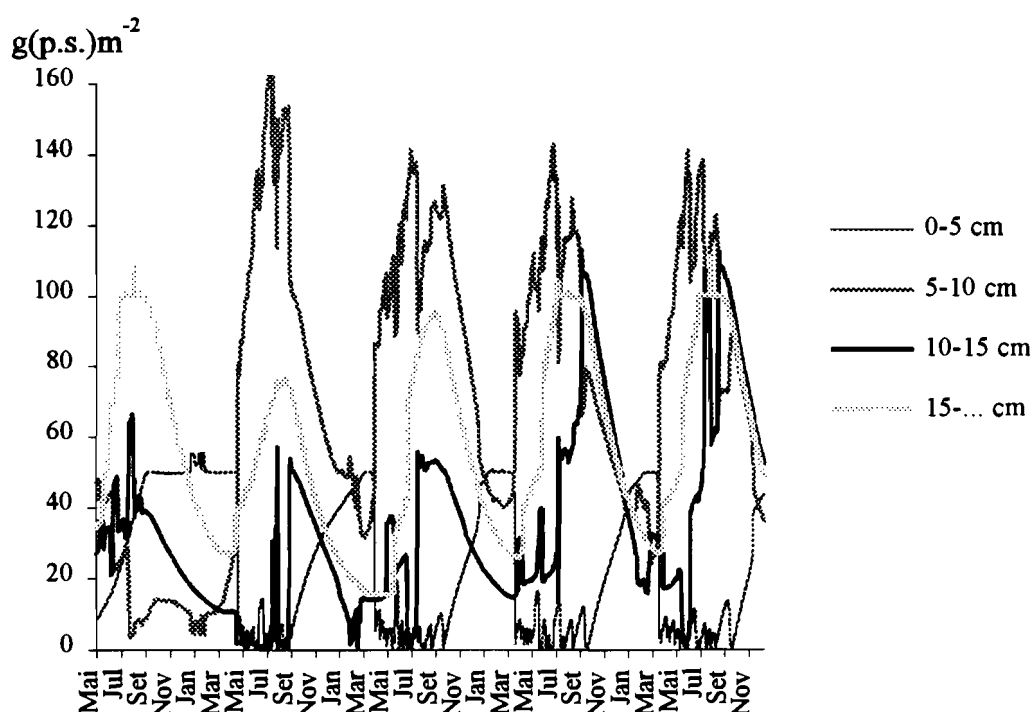


Fig. 6.56 - Análise de sensibilidade ao tempo de desenvolvimento da fotoinibição. Variação da densidade de biomassa das quatro classes consideradas.

Num ambiente em que a intensidade luminosa varia rapidamente, em função não só da posição do Sol, mas também da altura e turbidez da coluna de água, pode ser pouco provável a ocorrência de situações de desenvolvimento pleno da fotoinibição. Este

facto pode ter como consequência um aumento significativo da produtividade de espécies sujeitas a níveis muito elevados de luz.

Para ilustrar melhor esta conclusão apresentam-se na Fig. 6.58 três curvas de produtividade baseadas no modelo desenvolvido neste estudo (eq. 5.42 combinada com as expressões 5.63 e 5.64). Uma das curvas corresponde aos valores previstos pelo modelo assumindo um tempo de desenvolvimento da fotoinibição (T_i) muito baixo (0.001 horas). As outras duas curvas foram obtidas assumindo um T_i de 0.5 horas.

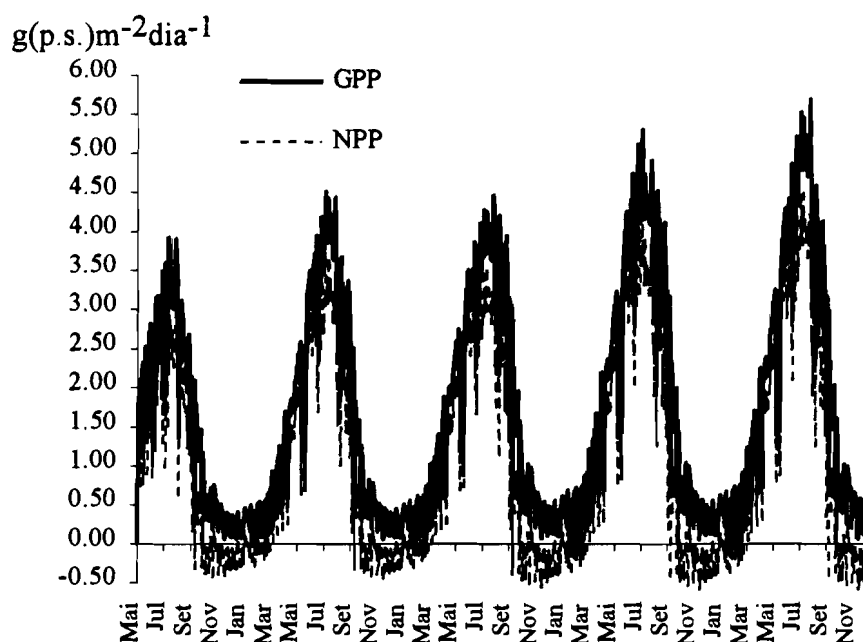


Fig. 6.57 - Análise de sensibilidade ao tempo de desenvolvimento da fotoinibição. Produtividade bruta e líquida diárias.

No primeiro caso, os valores de produtividade calculados ao fim de 15 e 90 minutos não se conseguem distinguir. O resultado obtido somente com a expressão 5.42 (modelo estático) seria praticamente o mesmo pois os exponenciais das expressões 5.63 e 5.64 são praticamente nulos dado que T_i e T_r são somente de 0.001 horas. No segundo caso, as curvas obtidas ao fim de 15 e de 90 minutos são bastante diferentes. A curva calculada para uma exposição à luz de 15 minutos atinge valores mais elevados de produtividade. A curva obtida ao fim de 90 minutos é praticamente idêntica ao

Resultados e discussão

resultado calculado para um T_i de 0.001 horas. Deste modo, enquanto a fotoinibição não se desenvolveu plenamente a produtividade manteve-se a níveis muito mais elevados do que os previstos pelo modelo estático.

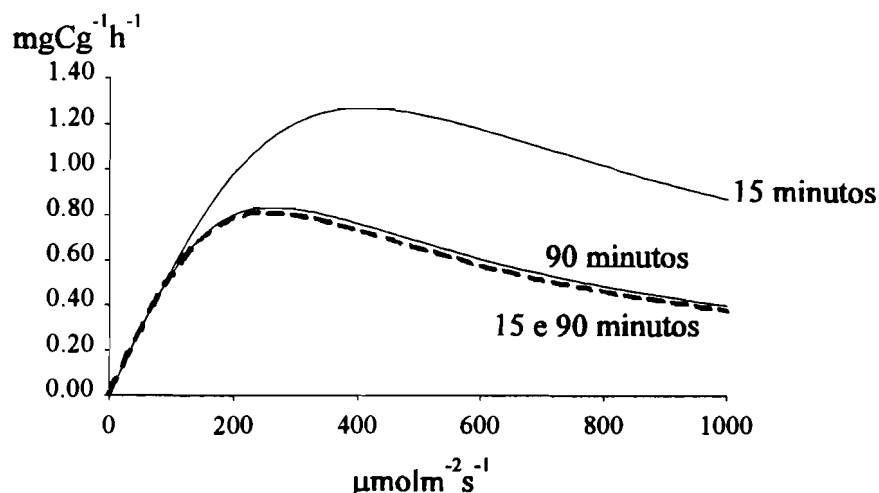


Fig. 6.58 - Curvas de produtividade bruta *versus* intensidade luminosa. A curva descontínua foi obtida assumindo um tempo de desenvolvimento da fotoinibição de 0.001 horas. As outras duas curvas foram obtidas assumindo-se um tempo de desenvolvimento da fotoinibição de 0.5 horas. Efectuaram-se os cálculos para uma exposição de 15 e 90 minutos a uma intensidade luminosa crítica. Assumiu-se um tempo de resposta (T_r) de 0.001 horas (ver texto).

Sensibilidade ao tempo de desenvolvimento da fotossíntese

As condições iniciais desta simulação são as mesmas da simulação de referência, excepto que se assumiu um tempo de resposta da fotossíntese de 0.08 horas, que corresponde aproximadamente ao valor máximo referido por Pahl-Wostl & Imboden (1990). Os resultados apresentam-se nas Figs. 6.59, 6.60 e 6.61. Da análise das figuras conclui-se que mesmo utilizando um T_r de 0.08 horas, não se observam diferenças significativas relativamente à simulação de referência.

A produtividade bruta calculada foi de $338.3 \text{ g m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$ e a produtividade líquida de $186.8 \text{ g m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$, sendo estes valores muito próximos dos obtidos na simulação de referência (Tabela 6.14).

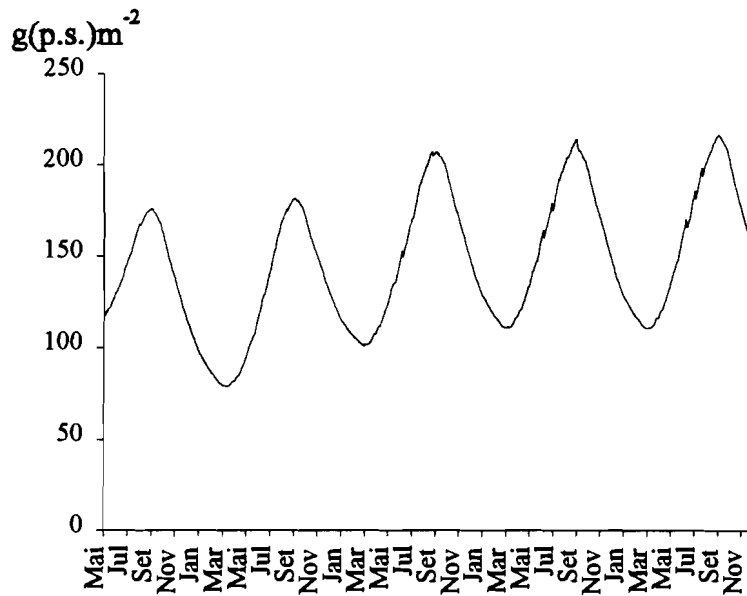


Fig. 6.59 - Análise de sensibilidade ao tempo de resposta da fotossíntese à intensidade luminosa. Variação da densidade de biomassa ao longo de vários anos de simulação.

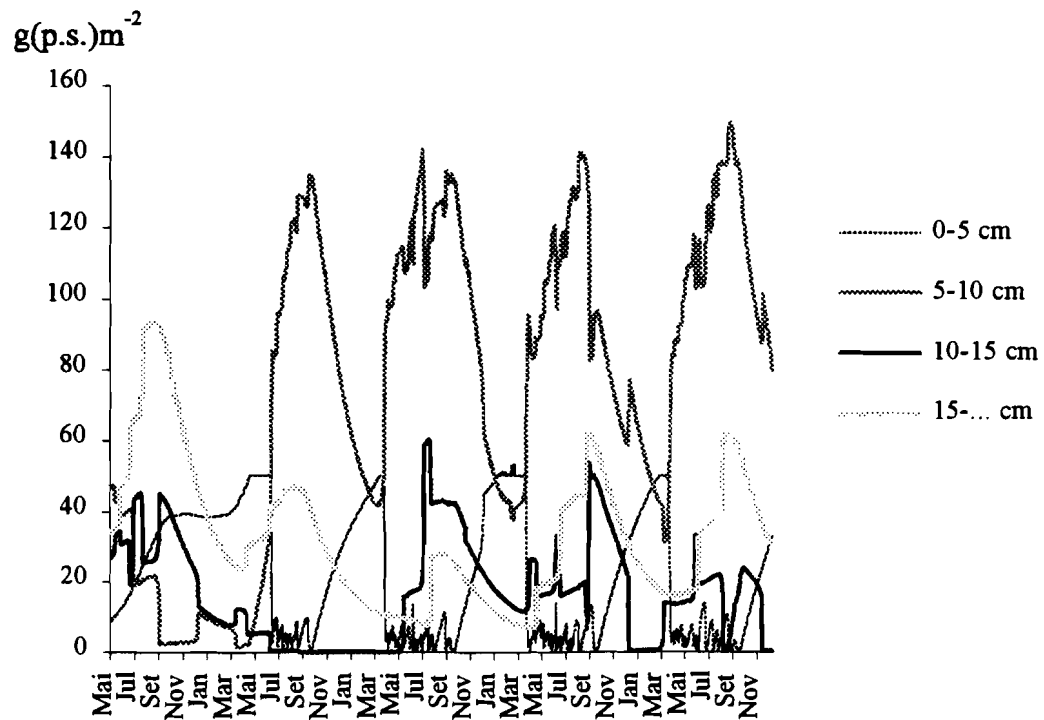


Fig. 6.60 - Análise de sensibilidade ao tempo de resposta da fotossíntese à intensidade luminosa. Variação da densidade de biomassa das quatro classes consideradas.

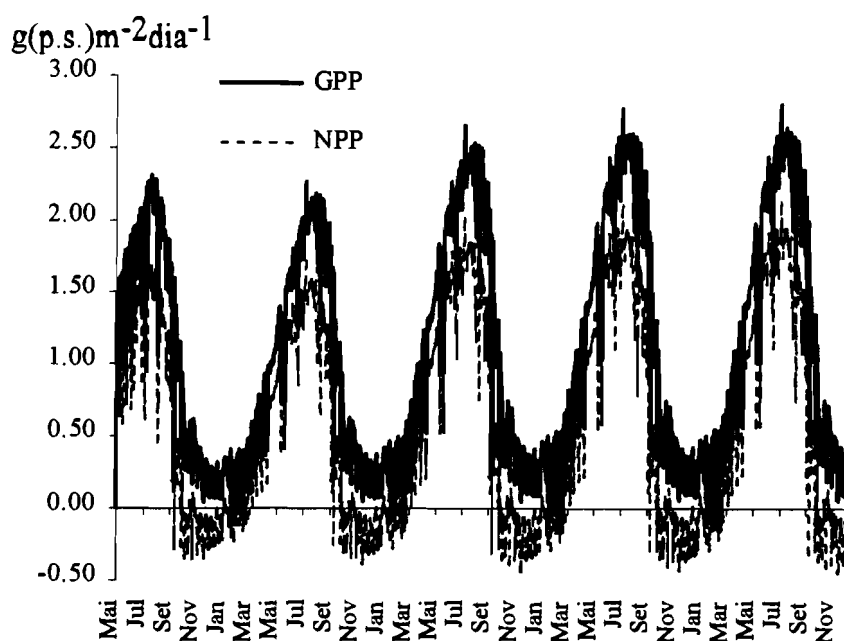


Fig. 6.61 - Análise de sensibilidade ao tempo de resposta da fotossíntese à intensidade luminosa. Produtividade bruta e líquida diárias.

6.4.3 - Simulação da apanha de algas

As simulações seguintes foram efectuadas com o objecto Man-Espichel activo de modo a simular diferentes estratégias de apanha de algas e avaliar o seu efeito na população em estudo. Assume-se que as algas são cortadas e não arrancadas como é prática em Portugal. A apanha por arranque é muito prejudicial (Salinas, 1976; Saldanha, 1980) pois destroem-se muitos dos eixos incrustados a partir dos quais se formariam novas frondes por crescimento vegetativo, que é aliás a principal forma de reprodução desta espécie (Santelices, 1988). Santos (1993c) utilizou um modelo demográfico para demonstrar que a taxa de crescimento de uma população de *G. sesquipedale* cortada até uma dimensão de 7 cm é superior à taxa de crescimento de uma população sujeita ao arranque, assumindo uma eficiência de apanha igual para os dois processos.

Em Espanha utilizam-se engenhos de corte que não diminuem a densidade populacional (Santos, 1993c). Estes engenhos são operados a partir de embarcações e possuem lâminas propulsadas por um motor eléctrico ou por um mecanismo

hidráulico e um mecanismo de sucção que suga as algas cortadas para o barco. A altura do corte é regulável (Juanes & Borja, 1991).

Simulação de um corte das frondes até uma altura média de 3 cm, no final de Julho

Nesta simulação as condições iniciais são iguais às apresentadas na tabela 6.13. No mesmo ficheiro onde se encontra toda a informação desta tabela as últimas três linhas dizem respeito ao objecto homem; a primeira contem a data do início da apanha, a segunda a data do seu término e a terceira a dimensão mínima de corte das algas.

A apanha de *Gelidium* em Portugal é geralmente iniciada em Julho (Santos & Duarte, 1991). Nesta simulação procurou-se avaliar as consequências de efectuar um corte de todas as plantas numa de 1 m², no final de Julho. A apanha não se repete nos anos seguintes, para que se possa seguir a recuperação da população. O comprimento mínimo de corte assumido foi 3 cm.

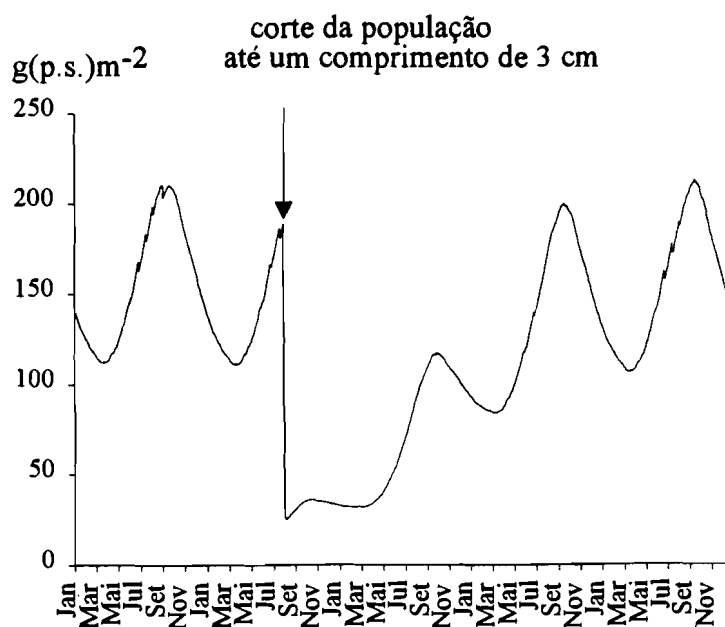


Fig. 6.62 - Densidade de biomassa antes e depois do corte das algas até um comprimento de 3 cm no final de Julho (ver texto).

Resultados e discussão

A apanha foi efectuada somente no sétimo ano de simulação para que o modelo pudesse estabilizar. As previsões obtidas apresentam-se nas Figs. 6.62 e 6.63. Após o corte a biomassa restante é cerca de 13% da biomassa inicial (Fig. 6.62). Dois anos depois da apanha a biomassa recuperou os seus valores normais. Na Fig. 6.63 observa-se o desaparecimento de toda a biomassa das classes 2, 3 e 4 na altura do corte. O total de biomassa recolhida foi de $166.8 \text{ g(p.s.) m}^{-2}$. O recrutamento de algas para a classe 2 deu-se no ano a seguir à apanha, mas para as classes 3 e 4 somente no segundo ano.

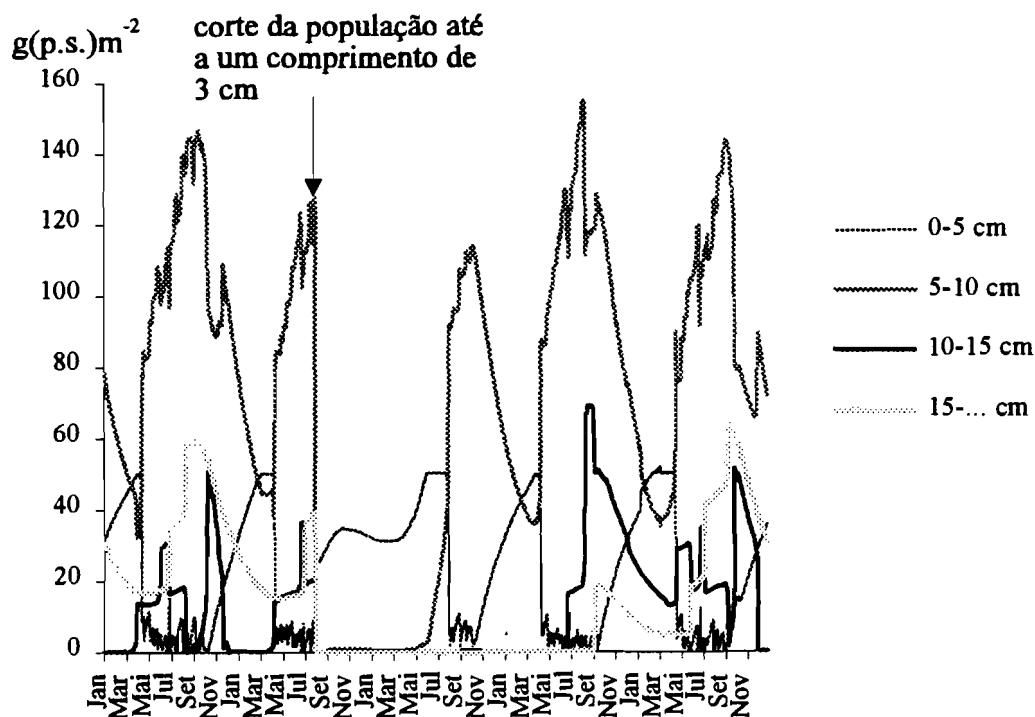


Fig. 6.63 - Densidade de biomassa das quatro classes antes e depois do corte da população até um comprimento de 3 cm no final de Julho (ver texto).

Dado que a dimensão mínima da classe 4 são 15 cm, este resultado implica que as algas cresceram cerca de 12 cm em 2 anos, ou seja, perto de 6 cm ano^{-1} . Os resultados de Santos (1994) e deste estudo obtidos através da medição do comprimento de algas etiquetadas apontam para um crescimento anual máximo entre 8 e 9 cm. Este valor foi obtido a partir de algas etiquetadas cujo comprimento variou entre 4 e cerca de 30 cm, com um comprimento médio superior ao tamanho de corte simulado. A diferença

observada pode ser justificada pelo facto de nas medições efectuadas só se terem considerado as algas que evidenciaram algum crescimento, pelo que o valor obtido tende a sobrestimar o valor real.

Simulação de um corte das frondes até uma altura média de 3 cm, no final de Agosto

A única diferença entre esta simulação e a anterior foi ter-se fixado a data da apanha no último dia de Agosto. Os resultados obtidos apresentam-se nas Figs. 6.64 e 6.65.

O total de biomassa recolhida - $186.9 \text{ g(p.s.) m}^{-2}$ - foi superior ao da simulação anterior, pois o máximo de biomassa da população é atingido entre o final de Agosto e o final de Setembro (ver simulação de referência). Pela Fig. 6.64 pode verificar-se que a recuperação da biomassa total no segundo ano após o corte não é tão completa como na simulação anterior. O recrutamento de algas para a classe 4 só se verifica no terceiro ano após a apanha (Fig. 6.65).

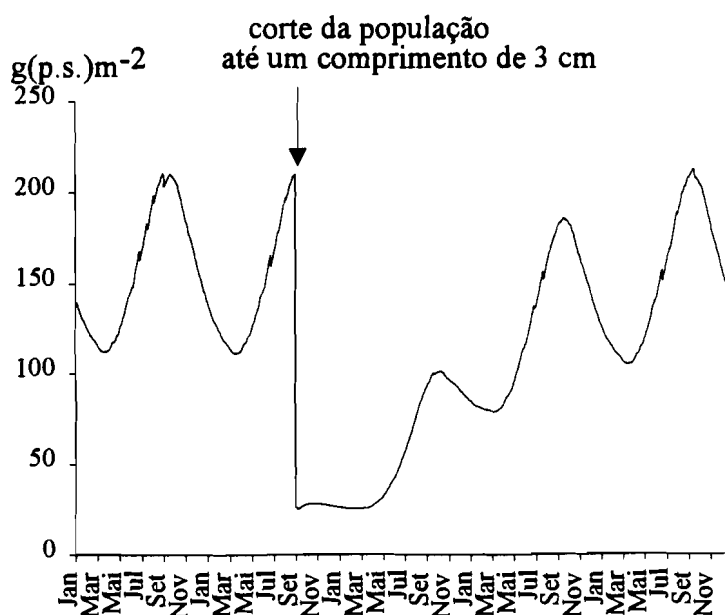


Fig. 6.64 - Densidade de biomassa antes e depois do corte das algas até um comprimento de 3 cm no final de Agosto (ver texto).

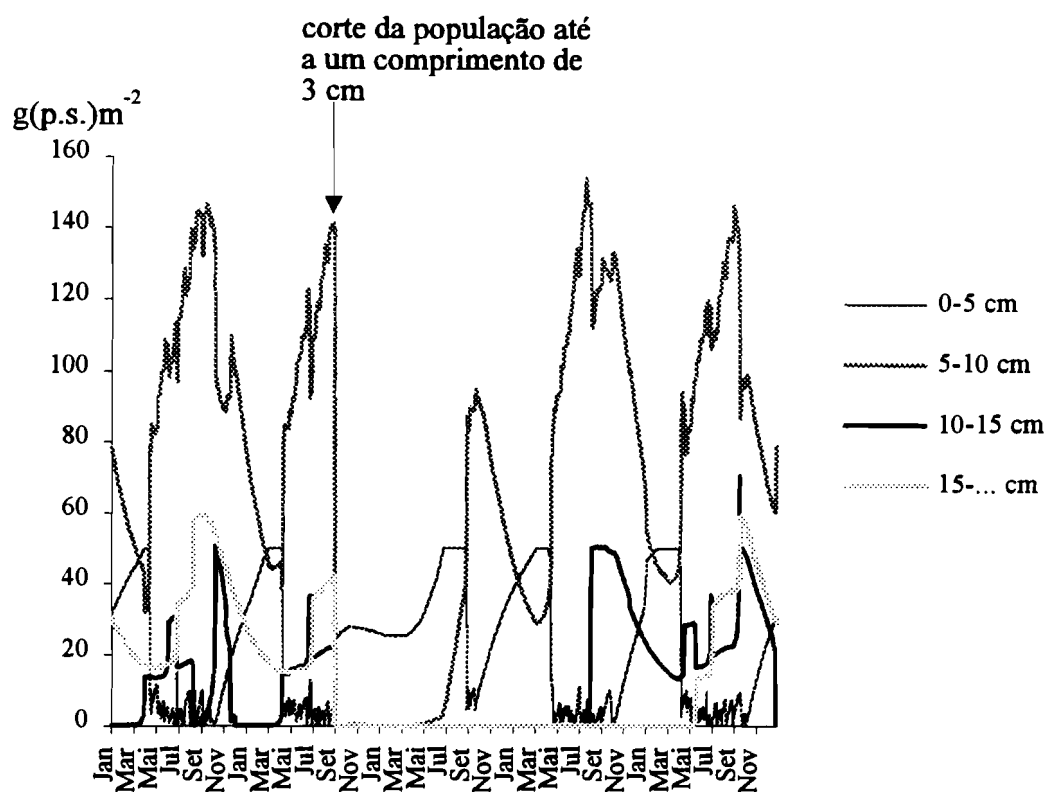


Fig. 6.65 - Densidade de biomassa das quatro classes antes e depois do corte da população até um comprimento de 3 cm no final de Agosto (ver texto).

Simulação de um corte das frondes até uma altura média de 7 cm, no final de Julho

Esta simulação é igual à penúltima, excepto no tamanho mínimo de corte que neste caso é de 7 cm. Este valor corresponde à altura para que são regulados os engenhos de corte em Espanha (Santos, 1993c).

A biomassa recolhida foi de $67.4 \text{ g(p.s.) m}^{-2}$. Pela Fig. 6.66 pode ver-se que a recuperação da população é praticamente completa um ano após o corte. No Verão do ano a seguir à colheita ocorre o recrutamento de indivíduos para a classe 4 (Fig. 6.67).

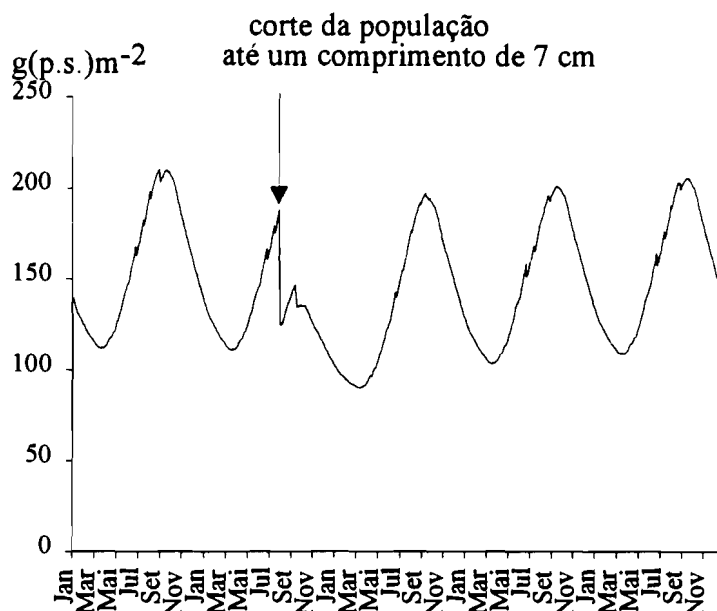


Fig. 6.66 - Densidade de biomassa antes e depois do corte das algas até um comprimento de 7 cm no final de Julho (ver texto).

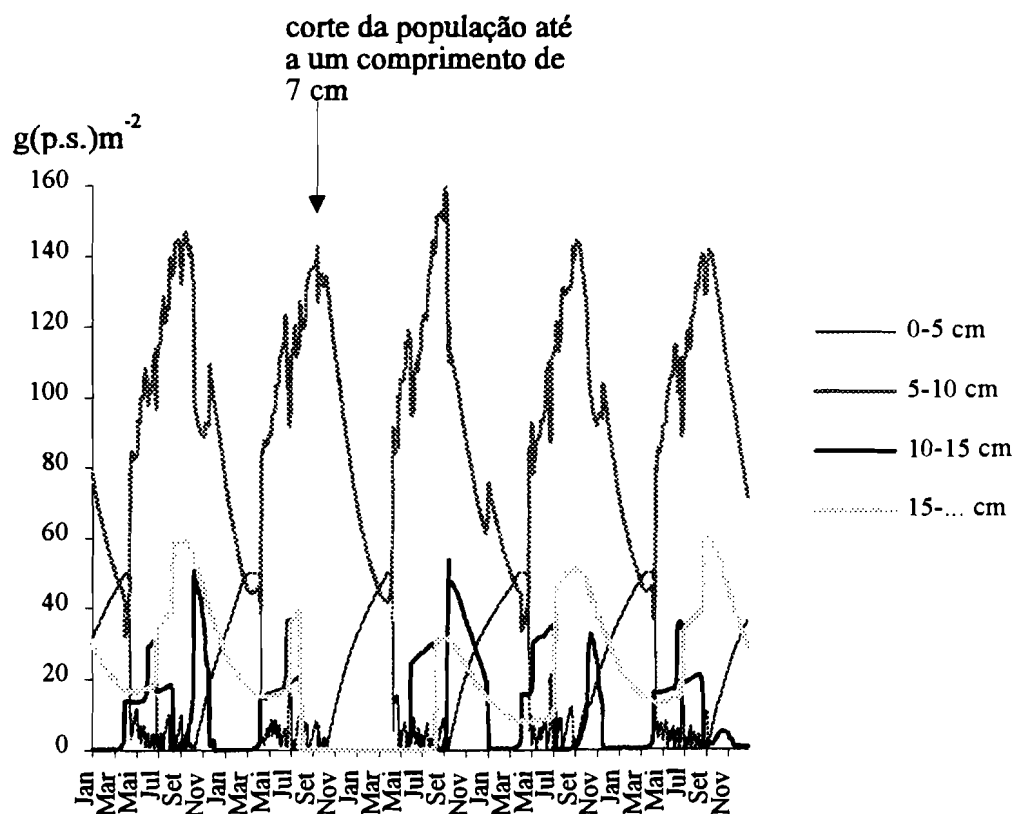


Fig. 6.67 - Densidade de biomassa das quatro classes antes e depois do corte da população até um comprimento de 7 cm no final de Julho (ver texto).

Resultados e discussão

Simulação de um corte das frondes até uma altura média de 7 cm, no final de Agosto

Nesta simulação o início da apanha foi um mês mais tarde do que na anterior, para permitir uma comparação do tipo da efectuada anteriormente (ver acima). O resultado obtido é muito semelhante ao da simulação anterior (comparar as Figs. 6.66 e 6.67 com as Figs. 6.68 e 6.69). A biomassa recolhida foi de $81.2 \text{ g(p.s.)m}^{-2}$.

Em função dos resultados nas últimas 4 simulações conclui-se que um corte mais tardio pode proporcionar uma maior recolha de biomassa. Por outro lado, pode também retardar a recuperação da população se a altura de corte for muito pequena, não tendo grande influência na mesma se a altura de corte for convenientemente escolhida.

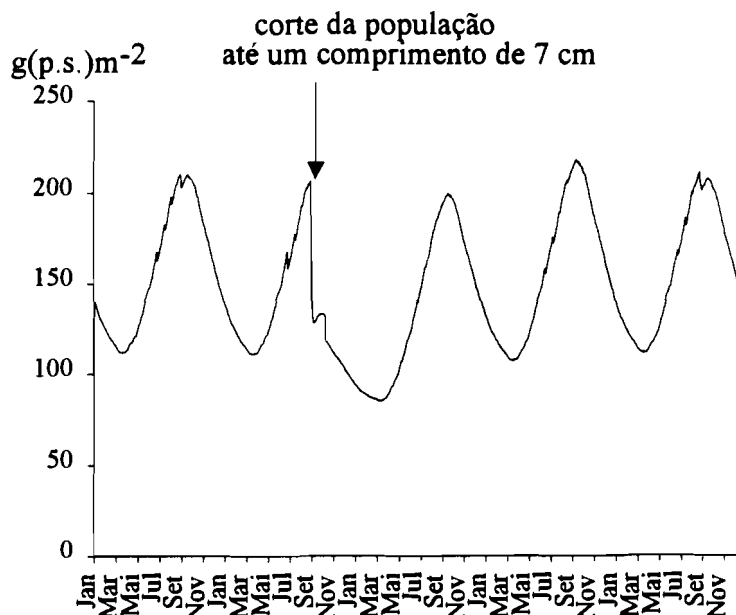


Fig. 6.68 - Densidade de biomassa antes e depois do corte das algas até um comprimento de 7 cm no final de Agosto (ver texto).

Se não ocorrer apanha, uma parte significativa da biomassa é perdida quer através dos processos de desprendimento de biomassa quer através do metabolismo (Tabela 6.14) pois a produtividade líquida é negativa durante os meses de Outono e Inverno (Fig. 6.42). Deste modo, a população sofre um "corte natural" na sua biomassa e no seu

tamanho médio que resulta no quase desaparecimento das frondes de maiores dimensões (Fig. 6.03). A apanha de algas provoca uma remoção de biomassa durante o Verão, ou seja, antes da ocorrência do "corte natural" provocado pelo começo do Outono, reduzindo assim as perdas naturais.

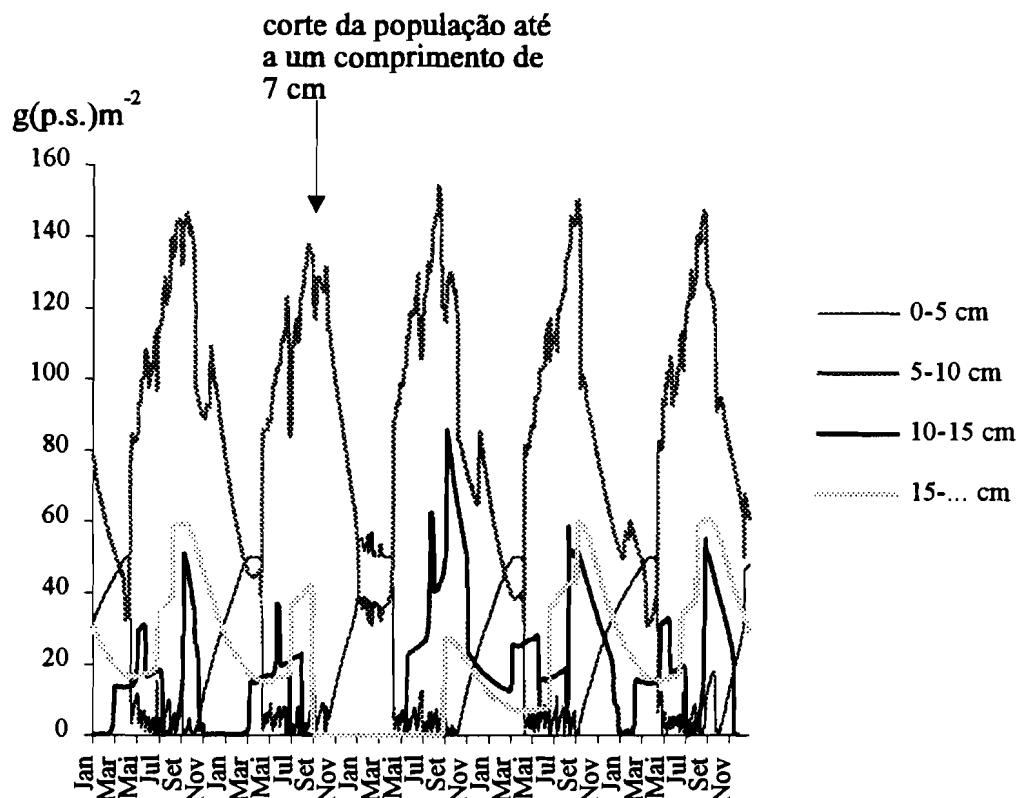


Fig. 6.69 - Densidade de biomassa das quatro classes antes e depois do corte da população até um comprimento de 7 cm no final de Agosto (ver texto).

6.4.4 - Considerações gerais

Em função dos resultados obtidos com as simulações realizadas podem tirar-se as seguintes ilações:

- As grandes reduções de biomassa durante o Outono e Inverno, características da população estudada, explicam-se pela remoção de biomassa devida à acção mecânica das correntes e ondas (mais de 50% das perdas totais) e pelo facto de a produtividade líquida ser negativa, como consequência das baixas intensidades luminosas (mais de 40% das perdas totais).

Resultados e discussão

- As previsões do modelo são mais influenciadas pelo coeficiente de extinção da luz do que pela precisão dos valores iniciais de biomassa.
- O aperfeiçoamento do modelo passa pela realização de estudos sobre aspectos dinâmicos da fotossíntese tais como a dependência da fotoinibição relativamente ao tempo.
- A produtividade da população permite a sua exploração comercial, através do corte periódico das plantas existentes. A periodicidade com que a apanha pode ser efectuada depende da altura do corte e período do ano em que é efectuado. Quanto mais tardia for a apanha maior deve ser a altura do corte. Se a altura do corte for igual ou superior a 7 cm parece possível a apanha de algas todos os anos. No caso de cortes inferiores a 5 cm parece aconselhável só voltar a recolher as algas passados dois anos. Um corte de 3 cm pode permitir obter mais do dobro da colheita realizada com um corte de 7 cm na mesma altura do ano. Deste modo, mesmo só retomando a safra dois anos depois podem conseguir-se melhores resultados.

Importa no entanto salientar que importa investigar outros aspectos sobre o efeito da apanha, tais como o impacto que o corte das algas pode ter no desenvolvimento de órgãos reprodutores, pois as amostras analisadas pelo autor revelam a existência de cistocarpos e soros tetraesporangiais somente nas algas de maiores dimensões. Apesar da reprodução vegetativa ser reconhecidamente mais importante do que a reprodução por esporos e gametas, esta deverá ter algum significado, sobretudo a nível da preservação da diversidade genética da população e na colonização de áreas, donde as algas tenham sido removidas na sua totalidade.

Os resultados apresentados poderão servir como uma base de trabalho para a realização de experiências com o objectivo de testar diversas estratégias de apanha, baseadas no corte das frondes a alturas variáveis e em diferentes períodos do ano. Para além disso, é importante que se possam adquirir dados que permitam determinar com mais rigor a energia luminosa disponível em função da profundidade.

Durante a realização deste trabalho o problema da falta de informação sobre os diferentes parâmetros físico-químicos pertinentes para a produção primária foi uma constante. Apesar de todo o esforço desenvolvido, a informação recolhida constituiu apenas uma pequena parte do que seria necessário para um conhecimento quantitativo adequado da variabilidade dos referidos parâmetros.

Para se utilizar o modelo em extrapolações de produtividade para zonas de costa mais ou menos extensas é necessário conhecer a biomassa total de *G. sesquipedale*. Existem algumas estimativas efectuadas nas principais zonas de apanha situadas na costa portuguesa: S. Martinho do Porto, Peniche, Ericeira, Cabo Raso (Cascais), Sesimbra, Odeceixe, Arrifana, Carrapateira e Alvor (Oliveira, 1992). No entanto, as avaliações que foram realizadas até ao presente não cobrem a totalidade das áreas de apanha, pelo que é difícil ter uma estimativa global da biomassa existente. A estimativa mais completa de que se tomou conhecimento, efectuada em Junho de 1989 (Oliveira, 1992), foi de 1350 toneladas (peso fresco), mas excluía as zonas do Cabo Raso, da Arrifana e da Carrapateira.

A avaliação da biomassa nas diferentes áreas foi efectuada entre os 4 e os 20 m de profundidade, que corresponde à gama de profundidades em que se encontra o *G. sesquipedale*. A biomassa média variou entre os 44 e os 1888 g (peso fresco) m⁻² (Oliveira, 1992). Nos cálculos que se seguem assumiu-se o valor médio destes dois extremos. A biomassa obtida, correspondente a cerca de 240 g (peso seco) m⁻² (o peso seco é aproximadamente 25% do peso fresco) foi utilizada como condição inicial do modelo. A profundidade de integração utilizada foi igual à gama de profundidades prospectadas (4 - 20 m), o que significa que o modelo integrou a produtividade relativamente à referida gama de profundidades em cada passo de cálculo (cf. - 5.3.1).. Os valores de biomassa média inicial e de produtividade líquida calculada ao fim de um ano de simulação - 145 g(peso seco) m⁻² foram utilizados para fazer extrapolações

Resultados e discussão

para a produtividade de todos os "stocks" prospectados, através de uma simples proporção:

$$PLT = PL \cdot \frac{BT}{B} \quad (6.05)$$

PLT - Produção líquida total (Toneladas de peso seco. ano⁻¹);

PL - Produtividade líquida (g (Peso seco) m⁻² ano⁻¹);

BT - Biomassa total (Toneladas de peso seco);

B - Densidade de biomassa (g(Peso seco) m⁻²).

Os cálculos foram efectuados utilizando intensidades luminosas e temperaturas características do Cabo Espichel. As estimativas apresentadas são uma simples aproximação, pois para uma análise detalhada seria necessário conhecer a distribuição da densidade de biomassa em profundidade em cada das zonas de apanha de *Gelidium* e dispôr de valores de radiação global e temperatura da água medidos localmente. Nesse caso poderiam definir-se várias caixas correspondentes a zonas de profundidades semelhantes e o modelo seria utilizado para simular a variação de biomassa e produtividade em cada caixa.

Considerando a biomassa total estimada por Oliveira (1992) para a zona de Sesimbra em 1991, que inclui o Cabo Espichel, a produção bruta estimada a partir dos resultados do modelo entre o ano de 1991 e 1992 seria cerca de 300 toneladas (peso seco) e a produção líquida rondaria as 138 toneladas. Considerando que o rendimento médio da extracção industrial de agar ronda os 20% (Lemos, *com. pers.*) a produção líquida corresponderia a cerca de 28 toneladas de agar. Assumindo o preço por kg mais baixo que geralmente é praticado - cerca de 1500 escudos pelo agar produzido para fins alimentares - o valor total do agar rondaria os 40 000 contos. A produção líquida engloba não só a massa que se mantém no terreno, mas também a fracção removida sob a forma de matéria particulada, parte da qual constitui as arribações outonais de algas.

Se a biomassa removida numa época de apanha for superior à produção líquida anual então é de esperar que a população não recupere até ao ano seguinte. De facto, a simulação efectuada anteriormente para testar o efeito de um corte das frondes até a um comprimento de 3 cm (cf. - 6.4.3) conduziu a valores de colheita semelhantes aos da produção líquida anual (Tabelas 6.04 e 6.14). As perdas de biomassa devidas às quebras das frondes e ao metabolismo levaram a uma remoção total superior à produção líquida anual e a população só retomou os valores iniciais de biomassa ao fim de dois anos.

A realização de um cálculo semelhante ao anterior para todas as zonas de apanha não é possível devido à ausência de dados. No entanto, se forem consideradas as 1350 toneladas estimadas em Junho de 1989 excluindo três das áreas de apanha habitual (ver acima), o valor da produção bruta e líquida anuais deveria rondar as 2450 e 1065 toneladas, respectivamente. Considerando mais uma vez uma apanha equivalente à produção líquida anual então o valor do agar produzido - 213 toneladas - poderia atingir os 500 000 contos.

Em função destes valores parece evidente que a apanha de *G. sesquipedale* ao longo da costa continental portuguesa não poderá suportar uma grande indústria, a não ser que se descubram novas áreas ainda não exploradas que contenham biomassas consideráveis. A biomassa e produtividade da espécie estudada parece no entanto ser suficiente para manter em actividade algumas pequenas ou médias indústrias.

7 - CONCLUSÕES

A biomassa da espécie *G. sesquipedale* aumenta rapidamente durante a Primavera, atingindo valores máximos nos meses de Verão. Os valores mínimos ocorrem no Inverno após as grandes perdas de biomassa características do Outono. Durante a Primavera e Verão algumas espécies de algas epífitas (especialmente o *Plocamium coccineum*) podem atingir biomassas superiores às do *G. sesquipedale*. Aquelas algas caracterizam-se por elevadas taxas fotossintéticas que lhes permitem acumular grandes biomassas em períodos de tempo relativamente curtos. O *G. sesquipedale* não apresenta produtividades tão elevadas, no entanto tem capacidade de resistir melhor às condições de Inverno, podendo ser a macroalga dominante durante aquela estação nos fundos estudados e em muitas outras áreas sublitorais. A presença das algas epífitas não tem uma influência significativa no crescimento do *G. sesquipedale*. O fósforo parece ser o nutriente limitante da produtividade desta espécie no Cabo Espichel, pois os teores em que se encontra nas algas são inferiores aos valores susceptíveis de causar limitação.

A remoção de biomassa das populações de *G. sesquipedale* por quebra parcial ou total (mortalidade) das frondes é um processo muito importante na dinâmica populacional da espécie, sendo responsável pela maior parte da biomassa perdida anualmente. Durante o Inverno uma parte considerável dos povoamentos desta espécie apresenta uma produtividade líquida negativa que agrava as perdas de biomassa.

A temperatura e a intensidade luminosa influenciam a taxa fotossintética do *G. sesquipedale* de um modo sinérgico. Esta sinergia verifica-se mesmo a intensidades luminosas baixas, sendo o declive inicial da relação produtividade *versus* intensidade luminosa (eficiência fotossintética) dependente da temperatura. A temperatura tem um efeito positivo na produtividade dentro da gama de valores observados no local de estudo (14 - 19°C) e testados em laboratório (11 - 26°C).

O modelo teórico deduzido neste trabalho para exprimir a produtividade em função da intensidade luminosa e da temperatura permite obter superfícies de resposta que representam bem os resultados observados. No entanto, a capacidade que as algas têm para se aclimatizar a diferentes condições de luz e temperatura torna necessário conhecer a variabilidade dos parâmetros do modelo, conforme ficou demonstrado neste estudo para o *G. sesquipedale*.

Os resultados das experiências de aclimatização das algas a condições de Inverno e a condições de Verão indicam que durante o Verão o *G. sesquipedale* pode apresentar uma maior eficiência fotossintética do que durante o Inverno e que a diferença pode ser devida ao efeito da temperatura na aclimatização. Obtiveram-se valores de eficiência fotossintética entre 7.5 e 23.9 mmolC mol⁻¹ de fotões. A aclimatização às temperaturas mais elevadas de Verão pode produzir um aumento na eficiência fotossintética (Davison, 1991), tal como a aclimatização a intensidades luminosas baixas, características do Inverno. Deste modo, algas aclimatizadas a condições de Verão podem exibir eficiências fotossintéticas iguais ou superiores às de algas aclimatizadas a condições de Inverno se o efeito da temperatura na aclimatização compensar o da luz.

Não se encontrou qualquer efeito significativo da temperatura ou da aclimatização na intensidade luminosa óptima para a fotossíntese que se situa entre 250 a 300 μmol m⁻² s⁻¹ de fotões. A taxa respiratória aumenta com a temperatura apresentando um Q_{10} (entre 11 e 21°C) de aproximadamente 2.4 e 2.8 em algas aclimatizadas a condições de Verão e em algas aclimatizadas a condições de Inverno, respectivamente. Os resultados obtidos a diferentes temperaturas com algas aclimatizadas sugerem que a taxa respiratória é em média superior durante o Inverno, apesar das temperaturas serem mais baixas. As maiores taxas respiratórias e as menores eficiências fotossintéticas das plantas aclimatizadas a condições de Inverno, levam a concluir que a intensidade luminosa de compensação nesta estação é superior à do Verão.

Conclusões

O modelo matemático desenvolvido neste estudo para simulação da variação da biomassa, estrutura populacional e produtividade serviu para demonstrar que estes parâmetros são mais sensíveis a variações no coeficiente de extinção da luz do que a variações nas condições iniciais de biomassa. O valor de produtividade líquida obtido com o modelo ($187.4 \text{ g m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$) é próximo do valor calculado com base nas variações de biomassa corrigidas pelas estimativas de mortalidade e quebra das frondes ($162.5 \text{ g m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$). A taxa de renovação de biomassa da população estudada é próxima de 3. Os resultados do modelo confirmam que a produtividade líquida no Inverno é predominantemente negativa.

As previsões do modelo reproduzem uma dinâmica populacional semelhante à observada em condições naturais. A biomassa das plantas de maiores dimensões aumenta durante a Primavera, atingindo valores máximos no final do Verão. A partir do Outono diminui rapidamente. As plantas de dimensão inferior a 10 cm são geralmente as mais abundantes em termos de biomassa e efectivos.

As simulações de diferentes estratégias de corte efectuadas com o modelo sugerem que dentro de certos limites a população de *G. sesquipedale* do Cabo Espichel pode ser explorada anualmente. Para tal importa substituir a apanha tradicional baseada no arranque das algas, por técnicas em que se empreguem engenhos de corte. A altura e frequência dos cortes devem ser ajustadas consoante as zonas exploradas sejam mais ou menos produtivas. É importante estimar as quantidades de algas existentes e realizar medições da intensidade luminosa, temperatura e transparência da água nas zonas de apanha para que se possa avaliar o seu potencial produtivo. Com base em estimativas de biomassa existentes para as zonas de apanha de *Gelidium* calculou-se com o modelo a sua produção bruta e líquida, tendo-se obtido valores de 2450 e 1065 toneladas de peso seco por ano, respectivamente. Os resultados obtidos não constituem mais do que uma aproximação, pois os dados disponíveis não permitem efectuar cálculos rigorosos.

O aperfeiçoamento futuro do modelo desenvolvido neste estudo, para aplicação ao *G. sesquipedale* ou a outras quaisquer espécies de macroalgas, passa necessariamente por aprofundar o conhecimento existente sobre os aspectos dinâmicos da fotossíntese, nomeadamente no respeitante aos fenómenos de aclimatização e desenvolvimento da fotoinibição. Outra área importante de investigação são os ciclos biológicos das algas. Foi demonstrada a existência de ciclos endógenos em certas algas que fazem com que as fases de crescimento e de acumulação de reservas se encontrem sincronizadas com as estações do ano mais propícias (Lüning, 1993). Embora não se conheçam estudos semelhantes efectuados em espécies do género *Gelidium*, é possível que os seus padrões de crescimento variem ao longo do ano (Santos, 1993a). O emprego de uma função contínua que recalcule as relações peso-comprimento ao longo do tempo pode ser uma forma adequada de simular implicitamente a dinâmica da relação entre a biomassa produzida e o crescimento.

8 - BIBLIOGRAFIA

Algarra, P. & Niell, F.X., 1987. Structural adaptations to light reception in two morphotypes of *Corallina elongata* Ellis & Soland. *Marine Ecology*, 8: 253-261.

Algarra, P., Niell, F.X., 1990. Short-term pigment response of *Corallina elongata* Ellis et Solander to light intensity. *Aquatic Botany*, 36: 127-138.

Amaral, A., 1991. Um formulário breve da distribuição log-normal. Laboratório Nacional de Engenharia e Tecnologia Industrial, DEII 10/91, 16p.

Anderson, S.M. & Charters, A.C., 1982. A fluid dynamics study of seawater flow trough *Gelidium nudifrons*. *Limnol. Oceanogr.*, 27: 399-412.

Ang, P.O. Jr., 1987. Use of projection matrix models in the assessment of harvesting strategies for *Sargassum*. *Hydrobiologia*, 151/152: 335-339.

Ang, P.O. Jr. & De Wreede, R.E., 1990. Matrix models for algal life history stages. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 59: 171-181.

Arnold, K.E. & Murray, S.N., 1980. Relationships between irradiance and photosynthesis for marine benthic algae (Chlorophyta) of differing morphologies. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 43: 183-192.

Association of Official Agricultural Chemists, 1965. Official methods of analysis of the Association of Official Agricultural Chemists, 10th Ed., Washington D.C..

Beer, S. & Levy, I., 1983. Effects of photon fluence rate and light spectrum composition on growth, photosynthesis and pigment relations in *Gracilaria sp.* *J. Phycol.*, 19: 516-522.

Beer, S. & Eshel, A., 1985. Determining phycoerythrin and phycocyanin concentrations in aqueous crude extracts of red algae. *Aus. J. Mar. Freshw. Res.*, 36: 785-792.

Belyaev, V.I., Khailov, K.M. & Okhotnikov, I.N., 1977. Mathematical simulation of a marine coastal ecosystem containing macrophytes. *Aquatic Botany*, 3: 315-328.

Bendoricchio, G., Coffaro, G. & M. Di Luzio, 1993. Modelling the photosynthetic efficiency for *Ulva rigida* growth. *Ecol. Modelling*, 67: 221-232.

- Borja, A., 1987a. Cartografía, evaluación de la biomasa y arribaciones del alga *Gelidium sesquipedale* (Clem.) Born et Thur en la costa guipuzcoana (N España). Inv. Pesq., 51: 199-224.
- Borja, A., 1987b. Cartografía y evaluación de la biomasa del alga *Gelidium sesquipedale* (Clem.) Born et Thur. 1876 en la costa vizcaína (N España). Inv. Pesq., 52: 85-107.
- Breton-Provencher, M., Gagné, J.A. & Cardinal, A., 1979. Estimation de la production des algues benthiques médiolittorales dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent (Québec). Naturaliste Can., 106: 199-209.
- Brinkhuis, B.H., Tempel, N.R. & Jones, R.F., 1976. Photosynthesis and respiration of exposed salt-marsh fucoids. Marine Biology, 34: 349 - 359.
- Brinkhuis, B.H., 1977. Comparisons of salt-marsh fucoid production estimated from three different indices. J. Phycol., 13: 328-335.
- Brylinsky, M., 1972. Steady-state sensitivity analysis of energy flow in a marine ecosystem. In: Systems analysis and simulation in ecology, Vol.II (B.C. Patten ed.): 81- 101.
- Buesa, R.J., 1977. Photosynthesis and respiration of some tropical marine plants. Aquatic Botany, 3: 203 - 216.
- Caswell, H., 1986. Life cycle models for plants. In: Lectures on mathematics in the life sciences, Vol. 18 (American Mathematical Society ed.): 171-223.
- Chapman, A.R.O. & Craigie, J.S., 1977. Seasonal growth in *Laminaria longicruris*: Relations with dissolved inorganic nutrients and internal reserves of nitrogen. Marine Biology, 40: 197-205.
- Chapman, A.R.O., Markham, J.W. & Lüning, K., 1978. Effects of nitrate concentration on the growth and physiology of *Laminaria saccharina* (Phaeophyta) in culture. J. Phycol., 14: 195-198.
- Chapman, A.R.O., 1993. 'Hard' data for matrix modelling of *Laminaria digitata* (Laminariales, Phaeophyta) populations. Hydrobiologia, 260/261: 263-267.
- Cloern, J.E., 1977. Effects of light intensity and temperature on *Cryptomonas ovata* (Cryptophyceae) growth and nutrient uptake rates. J. Phycol., 13: 389-395.

Bibliografia

- Cosby, B.J., Hornberger, G.M. & Kelly, M.G., 1984. Identification of photosynthesis-light models for aquatic systems. II. Application to a macrophyte dominated stream. *Ecol. Modelling*, 23: 25-51.
- Côté, B. & Platt, T., 1983. Day-to-day variations in the spring-summer photosynthetic parameters of coastal marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 28: 320-344.
- Crill, P.A., 1977. The photosynthesis-light curve: a simple analog model. *J. Theor. Biol.*, 6: 503-516.
- Davison, I.R., 1991. Minireview. Environmental effects on algal photosynthesis: Temperature. *J. Phycol.*, 27: 2-8.
- D'Elia, C.F. & DeBoer, J.A., 1978. Nutritional studies of two red algae. II. Kinetics of ammonium and nitrate uptake. *J. Phycol.*, 14: 266-272.
- Denny, M.W., 1988. Biology and the mechanics of the wave-swept environment. Princeton University Press, Princeton.
- Dixon, P.S., 1973. Biology of the Rhodophyta. Oliver & Boyd, Edinburgh, 285p.
- Dixon, P.S. & Irvine, L.M., 1977. Seaweeds of the British Isles. Vol. I Rhodophyta. Part 1. Introduction, Nemaliales and Gigartinales. British Museum (Natural History).
- Dromgoole, F.I., 1978a. The effects of pH and inorganic carbon on photosynthesis and dark respiration of *Carpophyllum* (Fucales Phaeophyceae). *Aquatic Botany*, 4: 11 - 22.
- Dromgoole, F.I., 1978b. The effects of oxygen on dark respiration and apparent photosynthesis of marine macro-algae. *Aquatic Botany*, 4: 281 - 297.
- Duarte, P., 1990. Determinação da produtividade líquida da alga agarófita *Gelidium sesquipedale*. In: 1º Encontro nacional sobre macroalgas marinhas. LNETI, Lisboa 1990; 97-105.
- Duarte, P. & Ferreira, J.G., 1993. A methodology for parameter estimation in seaweed productivity modelling. *Hydrobiologia*, 260/261: 183-189.
- Duarte, P., *in press*. A mechanistic model of the effects of light and temperature on algal primary productivity. *Ecol. Modelling*.
- Duke, C.S., Litaker, W. & Ramus, J., 1989. Effects of temperature, nitrogen supply, and tissue nitrogen on ammonium uptake rates of the chlorophyte seaweeds *Ulva curvata* and *Codium decorticatum*. *J. Phycol.*, 25: 113-120.

- Eilers, P.H.C. & Peeters, J.C.H., 1988. A model for the relationship between light intensity and the rate of photosynthesis in phytoplankton. *Ecol. Modelling*, 42: 199 - 215.
- Eilers, P.H.C. & Peeters, J.C.H., 1993. Dynamic behaviour of a model for photosynthesis and photoinhibition. *Ecol. Modelling*, 69: 113-133.
- Elrifi, I.R. & Turpin, D.H., 1985. Steady-state luxury consumption and the concept of optimum nutrient ratios: a study with phosphate and nitrate limited *Selenastrum minutum* (Chlorophyta). *J. Phycol.*, 21: 592-602.
- Falkowski, P.G. & Wirick, C.D., 1981. A simulation model of the effects of vertical mixing on primary productivity. *Marine Biology*, 65: 69-75.
- Falkowski, P.G. & LaRoche, J., 1991. Minireview. Acclimation to spectral irradiance in algae. *J. Phycol.*, 27: 8-14.
- Fasham, M.J.R. & Platt, T., 1983. Photosynthetic response of phytoplankton to light: a physiological model. *Proc. R. Soc. Lond.*, B219: 355-370.
- Fei, X.G. & Huang, L.J., 1991. Artificial sporelling and field cultivation of *Gelidium* in China. *Hydrobiologia*, 221: 119-124.
- Ferreira, J.G., 1989. Mercúrio em algas macrófitas do estuário do Tejo. Tese de Doutoramento, Universidade Nova de Lisboa, 307p.
- Ferreira, J.G. & Ramos, L., 1989. A model for the estimation of annual production rates of macrophyte algae. *Aquatic Botany*, 33: 53-70.
- Ferreira, J.G. & Duarte, P., 1994. EcoWin. User Manual. 84p.
- Ferreira, J.G., *in press*. ECOWIN - An object-oriented ecological model for aquatic ecosystems. *Ecol. Modelling*.
- Fourqurean, J.W. & Zieman, J.C., 1991. Photosynthesis, respiration and whole plant carbon budget of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 69: 161-170.
- Fredriksen, S. & Rueness, J., 1989. Culture studies of *Gelidium latifolium* (Grev.) Born et Thur. (Rhodophyta) from Norway. Growth and nitrogen storage in response to varying photon flux density, temperature and nitrogen availability. *Botanica Marina*, 32: 539 - 546.

Bibliografia

- Frenette, J.-J., Demers, S., Legendre, L. & Dodson, J., 1993. Lack of agreement among models for estimating the photosynthetic parameters. *Limnol. Oceanogr.*, 38: 679-687.
- Fujita, R.M., Wheeler, P.A. & Edwards, R.L., 1989. Assessment of macroalgal nitrogen limitation in a seasonal upwelling region. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 53: 293-303.
- Gallegos, C.L. & Platt, T., 1982. Phytoplankton production and water motion in surface mixed layers. *Deep-Sea Research*, 29: 65-76.
- Gallegos, C.L. & Platt, T., 1985. Vertical advection of phytoplankton and productivity estimates: a dimensional analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 26: 125-134.
- Geider, R.J. & Platt, T., 1986. A mechanistic model of photoadaptation in microalgae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 30: 85-92.
- Glass, R.N., 1967. A technique for fitting nonlinear models to biological data. *Ecology*, 48: 1010-1013.
- Gottfried, B.S., 1988. Programação em Pascal. Schaum McGraw-Hill, Lisboa, 388p.
- Grasshoff, K. (ed.), 1983. Methods of seawater analysis. Verlag Chemie, Weinheim.
- Green, R. H., 1979. Sampling design and statistical methods for environmental biologists. John Wiley & Sons, Inc., New York, 257p.
- Hulbert, S. H., 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs*, 54: 187-211.
- Instituto Hidrográfico, 1990 - Tabela de marés de Portugal Continental. Edição do Instituto hidrográfico, Portugal.
- Iwakuma, T. & Yasuno, M., 1983. A comparison of several mathematical equations describing photosynthesis-light curve for natural phytoplankton populations. *Arch. Hydrobiol.*, 97: 208-226.
- Jassby, A.D. & Platt, T., 1976. Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 21: 540-547.
- Jones, L.W. & Kok, B., 1966. Photoinhibition of chloroplast reactions. I. Kinetics and action spectra. *Plant. Physiol.*, 41: 1037-1043.
- Juanes, J.A. & Borja, A., 1991. Biological criteria for the exploitation of the commercially important species of *Gelidium* in Spain. *Hydrobiologia*, 221: 45-54.

- Juanes, J.A., Santelices, B. & McLachlan (ed.), 1991. Proceedings of the International Workshop on *Gelidium*. Kluwer Academic Publishers, London, 203p.
- Keller, A.A., 1989. Modeling the effects of temperature, light, and nutrients on primary productivity: An empirical and a mechanistic approach compared. *Limnol. Oceanogr.*, 34: 82-95.
- Khailov, K.M. & Burlakova, Z.P., 1969. Release of dissolved organic matter by marine seaweeds and distribution of their total organic production to inshore communities. *Limnol. Oceanogr.*, 14: 521-527.
- Kmet, T., Straškraba, M. & Mauersberger, P., 1993. A mechanistic model of the adaptation of phytoplankton photosynthesis. *Bulletin of Mathematical Biology*, 55: 259-275.
- Knoop, W.T. & Bate, G.C., 1990. A model for the description of photosynthesis-temperature responses by subtidal Rhodophyta. *Bot. Mar.*, 3: 165-171.
- Koehl, M.A.R., 1986. Seaweeds in moving water: form and mechanical function. In: T.J. Givnish (ed.) *On the economy of plant form and function*. University Press, Cambridge.
- Kremer, B.P., 1979. Light independent carbon fixation by marine macroalgae. *J. Phycol.*, 15: 244-247.
- Kremer, B.P., 1981. Aspects of carbon metabolism in marine macroalgae. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 19: 41-94.
- Laws, E.A. & J.W. Archie, 1981. Appropriate use of regression analysis in marine biology. *Marine Biology*, 65: 13-16.
- Lawson, G.W. & John, D.M., 1977. The marine flora of the Cap Blanc peninsula: its distribution and affinities. *Bot. J. Linn. Soc.*, 75: 99-118.
- Leslie, P.H., 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, 33: 183-212.
- Leslie, P.H., 1948. Some further notes on the use of matrices in population mathematics. *Biometrika*, 35: 213-245.
- Lewis, M.R., Cullen, J.J. & Platt, T., 1984. Relationships between vertical mixing and photoadaptation of phytoplankton: Similarity criteria. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 15: 141-149.

Bibliografia

Littler, M.M., 1979. The effects of bottle volume, thallus weight, oxygen saturation levels and water movement on apparent photosynthetic rates in marine algae. *Aquatic Botany*, 7: 21 - 34.

Littler, M.M. & Arnold, K.E., 1980. Sources of variability in macroalgal primary productivity: sampling and interpretative problems. *Aquatic Botany*, 8: 141 - 156.

Lüning, K., 1993. Environmental and internal control of seasonal growth in seaweeds. *Hydrobiologia*, 260/261: 1-14.

Lyngby, J.E., 1990. Monitoring of nutrient availability and limitation using the marine macroalga *Ceramium rubrum* (Huds.) C. Ag. *Aquatic Botany*, 38: 153-161.

Macler, B.A. & Zupan, J.R., 1991. Physiological basis for the cultivation of the Gelidiaceae. *Hydrobiologia* 221: 83-90.

Magne, F., 1993. Importance of basic research in applied phycology. *Hydrobiologia*, 260/261: 25-29.

Mann, K., 1973. Seaweeds: Their productivity and strategy for growth. *Science*, 182: 975-981.

Margalef, R., 1977. *Ecologia*. Omega, Barcelona, 962p.

Markager, S., 1993. Light absorption and quantum yield for growth in five species of marine macroalgae. *J. Phycol.*, 29: 54-63.

Marquardt, D.W., 1963. An algorithm for least-squares estimation of nonlinear parameters. *J. Soc. Indust. Appl. Math.*, 11: 431-441.

Marra, J., 1978. Effect of short-term variations in light intensity on photosynthesis of a marine phytoplankter: A laboratory simulation study. *Marine Biology*, 46: 191-202.

Marra, J. & Heinemann, K., 1982. Photosynthesis response by phytoplankton to sunlight variability. *Limnol. Oceanogr.*, 27: 1141-1153.

Marra, J., Heinemann, K. & Landriau, Jr., G., 1985. Observed and predicted measurements of photosynthesis in a phytoplankton culture exposed to natural irradiance. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 24: 43-50.

Mead, R. & Pike, D. J., 1975. A review of response surface methodology from a biometric viewpoint. *Biometrics*, 31: 803-851.

- Mead, R. & Curnow, R.N., 1983. Statistical methods in agriculture and experimental biology. Chapman and Hall, London, England, 331p.
- Megard, R.O., Tonkyn, D.W. & Senft, W.H., 1984. Kinetics of oxygenic photosynthesis in planktonic algae. J. Plankton Res., 6: 325-337.
- Melo, R.A., Harger, B.W.W. & M. Neushul, 1991. *Gelidium* cultivation in the sea. Hydrobiologia 221: 91-106.
- Melo, R.A., 1992. The domestication and cultivation of *Gelidium* (Rhodophyta). Universidade de Santa Bárbara, Califórnia, EUA, 241p.
- Minitcheva, G.G. & Eremenko, T.I., 1986. Specific weight as a structural and functional characteristic of macrophytobenthos populations - a methodological approach (in Russian). Biological Institut of the South Seas, Odessa, 22p.
- Moloney, K.A., 1986. A generalized algorithm for determining category size. Oecologia, 69: 176-180.
- Murthy, M.S., Ramakrishna, T., Sarat Babu, G.V. & Rao, D. J., 1986. Estimation of net primary productivity of intertidal seaweeds - limitations and latent problems. Aquatic Botany; 23: 383 - 387.
- Myers, R. H., Khuri, A. I. & Carter Jr., W. H., 1989. Response surface methodology: 1966-1988. Technometrics, 31: 137-157.
- Neale, P.J. & Marra, J., 1985. Short-term variation of Pmax under natural irradiance conditions: a model and its implications. Mar. Ecol. Prog. Ser., 26: 113-124.
- Odum, E.P., 1986. Basic Ecology. Vol I. Mir, Moscovo, 328p.
- Odum, H.T., 1975. An energy circuit language for ecological and social systems: Its physical basis. In: B.C. Patten (Editor), Systems analysis and simulation in ecology. Academic Press, London, Vol. II, pp.139 - 211.
- Odum, H.T., 1983. Systems ecology: An introduction. John Wiley & Sons, Inc., Toronto, 644p.
- Oliveira, J.C., 1990. Algas comestíveis portuguesas. In: 1º Encontro nacional sobre macroalgas marinhas. LNETI, Lisboa 1990; 35-50.
- Oliveira, J.C., 1992. Main *Gelidium* beds in Portugal. Poster apresentado ao XIV Simpósio Internacional de Algas Marinhas, Brest e Saint-Malo, França.

Bibliografia

Pahl-Wostl, C. & Imboden, D.M., 1990. DYPHORA - a dynamic model for the rate of photosynthesis of algae. J. Plankton Res., 12: 1207-1221.

Palminha, F., Melo, R.A. & Santos, R., 1982. A existência de *Gelidium sesquipedale* (Clem.) Bornet *et* Thuret, na costa Sul do Algarve. I - Distribuição local. Bol. Inst. Nac. Invest. Pescas, 8: 93-105.

Palminha, F., Santos, R. & Melo, R.A., 1985. A existência de *Gelidium sesquipedale* (Clem.) Bornet *et* Thuret, na costa Sul do Algarve. II - Biomassa total. Bol. Inst. Nac. Invest. Pescas, 13: 77-91.

Parsons, T.R., Takahashi, M., & Hargrave, B., 1984. Biological oceanographic processes. 3rd. Edition. Pergamon Press, U.K., 330p.

Pateira, M.L., 1990. Utilização de macroalgas em produtos cosméticos. In: 1º Encontro nacional sobre macroalgas marinhas. LNETI, Lisboa 1990; 61-72.

Perry, J. H.(ed.), 1950. Chemical Engineers Handbook. 3ª Edition. McGraw Hill Book Company Inc.

Pires, H.O. & Rodrigues, A., 1988. Modelo de agitação marítima - MAR 211. Monografia de Meteorologia e Geofísica. Serviço de Meteorologia, Divisão de Meteorologia Marítima (INMG), 3: 21p.

Platt, T., Gallegos, C.L. & Harrison, W.G., 1980. Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. J. Mar. Res., 38: 687-701.

Platt, T., Mann, K.H. & Ulanowicz, R.E., 1981. Mathematical models in biological oceanography. UNESCO, 156p..

Potvin, C. & Lechowicz, M.J., 1990. The statistical analysis of ecophysiological response curves obtained from experiments involving repeated measures. Ecology, 71: 1389-1400.

Poole, R.W., 1974. An introduction to quantitative ecology. McGraw-Hill, London, 532p.

Rable, A., 1985. Active collector and their applications. Oxford Univ. Press., 200p.

Ramus, J., Beale, S.I. & Mauzerall, D., 1976a. Correlation of changes in pigment content with photosynthetic capacity of seaweeds as a function of water depth. Marine Biology, 37: 231-238.

- Ramus, J., Beale, S.I., Mauzerall, D. & Howard, K.L., 1976b. Changes in photosynthetic pigment concentration in seaweeds as a function of water depth. *Marine Biology*, 37: 223-229.
- Ramus, J., Lemons, F. & Zimmerman, C., 1977. Adaptation of light-harvesting pigments to downwelling light and the consequent photosynthetic performance of the eulittoral rockweeds *Ascophyllum nodosum* and *Fucus vesiculosus*. *Marine Biology*, 42: 293-303.
- Raven, J.A., 1984. A cost-benefit analysis of photon absorption by photosynthetic unicells. *New Phytol.* 98: 593-625.
- Reiskind, J.A., Beer, S. & Bowes, G., 1989. Photosynthesis, photorespiration and ecophysiological interactions in marine macroalgae. *Aquatic Botany*, 34: 131-152.
- Rowan, S.K., 1989. Photosynthetic pigments of algae. Cambridge University Press, 334p.
- Rubenking, N., 1992. Turbo Pascal for Windows techniques and utilities. Ziff-Davis Press, California.
- Rueness, J. & Fredriksen, S., 1989. Field and culture studies of *Gelidium latifolium* (Grev.) Born & Thur. (Rhodophyta) from Norway. *Sarsia*, 74: 177 - 185.
- Saldanha, L., 1980. Fauna submarina atlântica. Portugal, Açores e Madeira. Europa-América, 179p.
- Salinas, J.M., Ramirez, B.R. & Olivet, R.G., 1976. Biometría en *Gelidium sesquipedale* (Rhodophyta). *Bol. Inst. esp. Oceano.*, 225: 127-166.
- Salinas, J.M., 1991. Spray system for re-attachment of *Gelidium sesquipedale* (Clem.) Born. *et* Thur. (Gelidiales: Rhodophyta). *Hydrobiologia* 221: 107-117.
- Sand-Jensen, K., 1988. Minimum light requirements for growth in *Ulva lactuca*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*; 50: 187-193.
- Santelices, B., 1978. Multiple interaction of factors in the distribution of some hawaiian Gelidiales (Rhodophyta). *Pacific Science*, 32: 119 - 147.
- Santelices, B., 1988. Synopsis of biological data on the seaweed genera *Gelidium* and *Pterocladia* (Rhodophyta). *FAO Fisheries Synopsis*, 145: 55p.
- Santelices, B., 1991. Production ecology of *Gelidium*. *Hydrobiologia*, 221: 31-44.

Bibliografia

- Santos, R., 1991. The use of transition matrices to model the demography of plants. Laboratório Nacional de Engenharia e Tecnologia Industrial, DEII 24/91, 59p.
- Santos, R. & Duarte, P. 1991. Marine plant harvest in Portugal. Journal of Applied Phycology, 3: 11-18.
- Santos, R., 1993a. Population biology of the commercial seaweed, *Gelidium sesquipedale*: Biological input for resource management. Tese de doutoramento, Universidade de Dalouise, Nova Escócia, Canadá, 149p.
- Santos, R., 1993b. A multivariate study of biotic and abiotic relationships in a subtidal algal stand. Mar. Ecol. Prog. Ser., 94: 181-190.
- Santos, R., 1993c. Plucking or cutting *Gelidium sesquipedale*? A demographic simulation of harvest impact using a population projection matrix model. Hydrobiologia, 260/261: 269-276.
- Santos, R., 1994. Frond dynamics of the commercial seaweed *Gelidium sesquipedale*: effects of size and frond history. Mar. Ecol. Prog. Ser., 107: 295-305.
- Sharp, G.J. & Trembley, D.M., 1985. A tagging technique for small macrophytes. Bot. Mar., 28: 549-551.
- Seip, K.L., Lunde, G., Melsom, S., Mehlum, E., Melhuus, A. & Seip, H.M., 1979. A mathematical model for the distribution and abundance of benthic algae in a norwegian fjord. Ecol. Modelling, 6: 133-166.
- Seip, K.L., 1980a. A computational model for growth and harvesting of the marine algae *Ascophyllum nodosum*. Ecol. Modelling, 8: 189-199.
- Seip, K.L., 1980b. A mathematical model of competition and colonisation in a community of marine benthic algae. Ecol. Modelling, 10: 77-104.
- Silvert, W., 1993. Object-oriented ecosystem modelling. Ecol. Modelling, 68: 91-118.
- Smith, W.O., Jr., 1981. Photosynthesis and productivity of benthic macroalgae on the North Carolina continental shelf. Botanica Marina, XXIV: 279-284.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J., 1981. Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. W.H. Freeman & Co, San Francisco, 776p..
- Steele, J.H., 1962. Environmental control of photosynthesis in the sea. Limnol. Oceanogr., 7: 137 - 150.

- Strickland, J.D.H. & Parsons, T.R., 1972. A practical handbook of seawater analysis. (2nd ed.). Fisheries Research Board of Canada, Bulletin 167. Ottawa, 310p.
- Stryer, L., 1985. Biochemistry. Vol. 2. W.H. Freeman & Co, San Francisco, 307p.
- Talling, J.F. & Driver, D., 1963. Some problems in the estimation of chlorophyll-a in phytoplankton. proc. Conference of Primary Productivity Measurement, Marine and freshwater, Hawaii, 1961, U.S. Atomic Energy Comm. TID - 7633, 142-146.
- Torres, M., Niell, F.X. & Algarra, P., 1991. Photosynthesis of *Gelidium sesquipedale*: effects of temperature and light on pigment concentration, C/N ratio and cell-wall polysaccharides. *Hydrobiologia*, 221: 77-82.
- Turpin, D.H., 1991. Minireview. Effects of inorganic N availability on algal photosynthesis and carbon metabolism. *J. Phycol.*, 27: 14-20.
- Underwood, A.J., 1981. Techniques of analysis of variance in experimental marine biology and ecology. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 19: 513-605.
- Usher, M.B., 1966. A matrix approach to the management of renewable resources, with special reference to selection forests. *J. Appl. Ecol.*, 3: 355-367.
- Usher, M.B., 1969. A matrix model for forest management. *Biometrics*, 25: 309-315.
- Veiga de Oliveira, E., Galhano, F., Pereira, B., 1975. Actividades agro-marítimas em Portugal. Instituto de Alta Cultura, Lisboa, 236p.
- Vollenweider, R.A., 1974. A manual on methods for measuring primary productivity in aquatic environments. Blackwell scientific publications. Oxford, 225p.
- Wallach, D. & Goffinet, B., 1989. Mean square error of prediction as a criterion for evaluating and comparing system models. *Ecol. Modelling*, 44: 299-306.
- Wiegert, R.G. & Evans, F.C., 1964. Primary production and disappearance of dead vegetation on an oil field in south-eastern Michigan. *Ecology*, 45: 49-63.
- Wing, S.R. & Patterson, M.R., 1993. Effects of wave-induced lightflecks in the intertidal zone on photosynthesis in the macroalgae *Postelsia palmaeformis* and *Hedophyllum sessile* (Pheophyceae). *Marine Biology*, 116: 519-525.
- Wing, S.R., Leichter, J.J. & Denny, M.W., 1993. A dynamic model for wave-induced light fluctuations in a kelp forest. *Limnol. Oceanogr.*, 38: 396-407.

ANEXO 1

Anexo 1 - Resultados das experiências de incubação efectuadas no mar e parâmetros de referência medidos. A produtividade e a taxa respiratória foram calculadas assumindo um quociente fotossintético de 1.2 e um quociente respiratório de 0.8 (cf. - 4.1.4).

Data	18-Mai-90	27-Jun-90	12-Jul-90	30-Ago-90	26-Set-90	22-Nov-90	6-Dez-90
Intensidade luminosa ($\mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$)	312.47	156.62	218.14	190.57	204.80	153.43	60.38
Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)	19.00	17.50	17.50	19.00	18.20	16.90	15.20
Amónia ($\mu\text{mol}^{\text{L}^{-1}}$)	2.01	0.31	0.45	0.33	2.17	1.95	1.21
Nitrito ($\mu\text{mol}^{\text{L}^{-1}}$)	0.29	0.29	0.19	0.21	0.25	0.27	0.23
Nitrato ($\mu\text{mol}^{\text{L}^{-1}}$)	1.07	0.44	0.51	0.53	1.37	1.26	1.43
Fosfato ($\mu\text{mol}^{\text{L}^{-1}}$)	1.36	0.18	0.15	1.08	2.31	0.24	0.14
Fósforo total (mgg^{-1})	0.28	0.54	0.37	0.60	0.54	0.87	0.79
Azoto total (mgg^{-1})	33.42	36.09	36.09	32.52	28.63	34.47	36.13
Carbono total (mgg^{-1})	429.76	419.73	434.64	421.43	422.73	413.43	389.88
Clorofila <i>a</i> (mgg^{-1})	-	-	-	-	-	0.14	0.11
Data	14-Fev-91	10-Abr-91	23-Mai-91	19-Jun-90	9-Jul-90	27-Ago-91	26-Set-91
Intensidade luminosa ($\mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$)	7.40	59.23	394.67	207.42	231.16	242.01	267.80
Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)	13.50	14.00	15.00	14.50	16.00	19.80	19.10
Amónia ($\mu\text{mol}^{\text{L}^{-1}}$)	0.76	0.64	0.91	0.74	0.52	0.55	0.03
Nitrito ($\mu\text{mol}^{\text{L}^{-1}}$)	0.35	0.17	0.16	0.14	0.03	0.12	0.09
Nitrato ($\mu\text{mol}^{\text{L}^{-1}}$)	5.08	2.04	2.59	2.13	0.43	1.36	1.64
Fosfato ($\mu\text{mol}^{\text{L}^{-1}}$)	0.51	1.71	0.92	0.69	0.16	0.07	0.01
Fósforo total (mgg^{-1})	1.08	0.49	0.58	0.97	1.14	0.97	0.94
Azoto total (mgg^{-1})	35.24	35.36	43.68	37.24	36.26	30.47	38.92
Carbono total (mgg^{-1})	414.87	419.61	411.25	434.04	437.34	428.62	436.89
Clorofila <i>a</i> (mgg^{-1})	0.13	0.24	0.26	0.21	0.18	0.17	0.15

ANEXO 2

•

Anexo 2 - Resultados de produtividade líquida em função da intensidade luminosa e da temperatura obtidos com algas aclimatizadas a condições de Inverno e a uma profundidade de 13 m. Os resultados de respiração correspondem aos valores obtidos a uma intensidade luminosa de zero $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ de fótons.

Intensidade luminosa ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	11°C	14°C	18°C	22°C	26°C
0.0	-0.02	0.00	-0.06	-0.12	-0.10
0.0	-0.05	-0.06	-0.04	-0.09	-0.14
0.0	-0.02	-0.01	-0.02	-0.08	-0.12
2.2	-0.01	-0.11	-0.07	-0.10	-0.16
2.2	0.00	-0.08	-0.04	-0.14	-0.20
2.2	0.00	-0.14	-0.01	-0.16	-0.18
3.9	0.00	-0.06	0.00	-0.07	-0.11
3.9	-0.02	-0.02	-0.06	-0.14	-0.13
3.9	-0.01	-0.03	-0.08	-0.12	-0.18
97.3	0.34	0.33	0.40	0.56	0.37
97.3	0.27	0.28	0.43	0.48	0.59
97.3	0.29	0.35	0.40	0.46	0.47
205.8	0.39	0.39	0.68	0.89	0.88
205.8	0.37	0.47	0.80	0.76	0.80
205.8	0.37	0.51	0.61	0.64	0.86
269.8	0.45	0.48	0.00	0.86	1.00
269.8	0.39	0.62	0.73	0.68	0.69
269.8	0.43	0.33	0.67	0.62	0.94

ANEXO 3

Anexo 3 - Resultados de produtividade líquida em função da intensidade luminosa e da temperatura obtidos com algas aclimatizadas a condições de Inverno e a uma profundidade de 9 m. Os resultados de respiração correspondem aos valores obtidos a uma intensidade luminosa de zero $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ de fótons.

Intensidade luminosa ($\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$)	11°C	14°C	18°C	22°C	26°C
0.0	-0.06	-0.04	-0.04	-0.01	-0.18
0.0	-0.08	-0.08	-0.05	-0.06	-0.16
0.0	-0.06	-0.09	-0.05	-0.11	-0.18
2.2	0.00	-0.01	0.00	-0.18	-0.26
2.2	-0.02	-0.01	-0.08	-0.07	-0.21
2.2	-0.02	-0.03	-0.09	-0.09	-0.23
3.9	-0.01	0.03	0.01	-0.03	-0.20
3.9	0.02	0.09	0.01	-0.03	-0.20
3.9	-0.01	0.06	-0.02	-0.04	-0.10
97.3	0.38	0.47	0.51	0.62	0.55
97.3	0.34	0.41	0.41	0.72	0.55
97.3	0.38	0.32	0.41	0.44	0.40
205.8	0.48	0.50	0.76	0.68	0.96
205.8	0.49	0.61	0.63	0.94	0.57
205.8	0.46	0.48	0.63	0.69	0.00
269.8	0.53	0.62	0.72	0.94	0.68
269.8	0.57	0.72	0.72	1.10	0.79
269.8	0.53	0.56	0.73	1.13	0.79

ANEXO 4

Anexo 4 - Resultados de produtividade líquida em função da intensidade luminosa e da temperatura obtidos com algas aclimatizadas a condições de Verão e a uma profundidade de 13 m. Os resultados de respiração correspondem aos valores obtidos a uma intensidade luminosa de zero $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ de fótons.

Intensidade luminosa ($\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$)	11°C	14°C	18°C	22°C	26°C
0.0	0.00	-0.02	-0.03	-0.01	-0.07
0.0	-0.02	-0.01	-0.05	-0.07	-0.11
0.0	-0.02	-0.02	-0.05	-0.02	-0.09
2.2	0.02	0.03	0.03	-0.07	-0.09
2.2	0.00	-0.03	-0.03	0.07	-0.09
2.2	-0.04	-0.06	0.00	0.07	0.00
3.9	0.10	-0.01	-0.03	0.07	-0.03
3.9	0.06	0.00	0.00	0.06	-0.05
3.9	0.00	0.02	-0.01	-0.06	-0.04
97.3	0.30	0.37	0.74	0.62	0.86
97.3	0.33	0.34	0.55	0.73	0.95
97.3	0.30	0.45	0.54	0.00	0.00
205.8	0.46	0.72	1.07	0.83	1.10
205.8	0.43	0.65	0.90	0.91	1.07
205.8	0.45	0.78	0.84	0.99	1.30
269.8	0.43	0.63	0.97	0.98	1.42
269.8	0.46	0.62	1.17	1.12	1.10
269.8	0.40	0.76	1.00	0.71	1.12

ANEXO 5

Anexo 5 - Resultados de produtividade líquida em função da intensidade luminosa e da temperatura obtidos com algas aclimatizadas a condições de Inverno e a uma profundidade de 9 m. Os resultados de respiração correspondem aos valores obtidos a uma intensidade luminosa de zero $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ de fótons.

Intensidade luminosa ($\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$)	11°C	14°C	18°C	22°C	26°C
0.0	-0.02	-0.03	-0.03	-0.06	-0.10
0.0	-0.03	-0.03	-0.03	-0.06	-0.06
0.0	-0.01	-0.03	-0.03	-0.06	0.00
2.2	-0.11	-0.05	-0.06	-0.10	-0.17
2.2	0.00	-0.02	-0.07	-0.12	-0.05
2.2	-0.17	-0.03	-0.09	-0.09	0.06
3.9	-0.12	0.00	0.03	-0.12	-0.16
3.9	0.03	0.02	-0.01	-0.11	-0.20
3.9	-0.12	0.01	0.00	-0.06	-0.22
97.3	0.37	0.40	0.65	0.46	0.60
97.3	0.39	0.54	0.62	0.47	0.63
97.3	0.34	0.70	0.51	0.60	0.62
205.8	0.64	0.63	1.00	0.91	1.00
205.8	0.58	0.72	0.00	1.02	1.40
205.8	0.46	0.64	0.77	0.00	1.01
269.8	0.72	0.61	1.13	1.05	0.93
269.8	0.38	0.73	1.00	1.03	0.99
269.8	0.60	0.89	1.00	0.93	0.76

ANEXO 6

Anexo 6 - Resultados de produtividade líquida em função da intensidade luminosa e da temperatura obtidos com algas não aclimatizadas. Os resultados de respiração correspondem aos valores obtidos a uma intensidade luminosa de zero $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ de fótons.

Intensidade luminosa ($\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$)	11°C	14°C	18°C	22°C	26°C
0.0	-0.07	-0.03	-0.09	-0.10	-0.18
0.0	-0.09	-0.06	-0.06	-0.10	-0.10
0.0	-0.09	-0.08	-0.08	-0.15	-0.13
2.2	-0.03	-0.06	-0.06	-0.11	-0.10
2.2	-0.03	-0.08	-0.06	-0.07	-0.03
2.2	0.00	0.00	-0.03	-0.10	-0.11
3.9	-0.03	-0.03	0.00	-0.03	-0.04
3.9	0.02	-0.04	0.00	-0.07	-0.02
3.9	0.01	-0.04	0.00	-0.06	0.13
97.3	0.46	0.64	0.75	0.50	0.41
97.3	0.49	0.50	0.63	0.68	0.48
97.3	0.56	0.38	0.60	0.58	0.54
205.8	0.81	0.00	0.93	0.86	1.58
205.8	0.95	0.69	0.86	1.05	2.03
205.8	0.00	0.81	0.95	1.05	1.08
269.8	0.78	0.95	1.28	0.98	1.21
269.8	0.65	0.88	1.04	0.94	1.50
269.8	0.83	0.90	1.09	1.28	1.43

ANEXO 7

Anexo 7 - Código fonte desenvolvido no decorrer do presente estudo. O código apresentado foi utilizado tendo como "Shell" o programa ECOWIN (Ferreira, *in press.*). Incluem-se somente as partes utilizadas pelo modelo.

```
{SI-}
```

```
unit ReadFunc;
```

```
interface
```

```
uses Strings, WinTypes, WinProcs, WObjects, Ecoconst, FoClass, GfxDLL,  
ReadVars;
```

```
const
```

```
  Pi : real = 3.141593;  
  sigma_number : real = 2.5;
```

```
type
```

```
  real_array = array[0..integration_steps-1] of real;  
{Object for reading EXCEL TXT generic files of forcing functions}
```

```
PReadFunction = ^TReadFunction;
```

```
TReadFunction = object(TReader)
```

```
  FileName : string255;  
  {function_to_integrate : array[1..10] of real;}  
  integral : real;  
  {Pgeneric_x : P_x_real;}  
  constructor init(var read_ok : boolean);  
  procedure assignfile; virtual;  
  procedure AssignValue; virtual;  
  procedure Read_Cell;  
  procedure Simpson_integral (function_to_integrate : real_array; step_size :  
    real);  
  destructor done; virtual;  
  function normal_standard (u : real): real;  
  function inverse_normal_st (f : real): real;  
  function integral_normal (z1, z2 : real): real;  
  function class_st_dev(down_limit,upper_limit,average : real): real;  
end;
```

```
implementation
```



```

constructor TReadFunction.init;
begin
  TReader.init(read_ok);
  if not Read_ok then messagebox(getfocus,'Program about to crash',"mb_ok);
  new (Pgeneric_x);
  AssignValue;
end;

```

```

destructor TReadFunction.done;
begin
  TReader.done;
  dispose (Pgeneric_x);
end;

```

```

procedure TReadFunction.AssignFile;
var extra : string[1];
begin
  if copy(pathway,length(pathway),1) <> '\' then extra := '\'
  else extra := "";
  FileName :=pathway+extra+name; {'temp1991.txt'}
  assign(genfile,FileName);
end;

```

```

procedure TReadFunction.AssignValue;
var
  dummy, item_number : integer;
begin
  item_number := 1;
  repeat
    column := 0;
    if row > 2 then
      repeat
        Read_Cell;
        if (column >= 2) then begin
          if (cell_item = ' ') or (cell_item = '-') then
            Pgeneric_x^[item_number] := -1000000.000 else
            val (cell_item,Pgeneric_x^[item_number],dummy);
          inc(item_number);
        end;
      until (eoln(genfile));

      inc(row);
      readln(genfile)
    until (eof(genfile));
  end;

```

end;

```
procedure TReadFunction.Read_cell;
var i : real; j : integer;
begin
  cell_item := "";
  repeat
    read(genfile, cell_char);
    case ord(cell_char) of
      9: begin inc(column);end;
      32..127: cell_item := cell_item + cell_char;
    end;
  until ((ord(cell_char)= 9) or (eoln(genfile))
    or (eof(genfile))));
end;
```

```
procedure TReadFunction.Simpson_integral;
var
  i, c1: integer;
begin
  integral := 0;
  for i:= 0 to integration_steps-1 do begin
    if (i = 0) or (i = integration_steps-1) then c1 := 1
    else if (int(i/2)<i/2) then c1 := 4
    else c1 := 2;
    integral := integral + function_to_integrate[i]*c1*step_size/3;
  end;
end;
```

```
function TReadFunction.normal_standard (u : real): real;
begin
  normal_standard := (1/sqrt(2*Pi))*exp(-u*u/2);
end;
```

```
function TReadFunction.inverse_normal_st (f : real): real;
begin
  if f<0.398942 then
    inverse_normal_st := sqrt(-2*ln(f*sqrt(2*Pi)))else
    inverse_normal_st := 0;
end;
```

```

function TReadFunction.integral_normal(z1,z2: real): real;
{Esta função calcula a proporção da distribuição normal padrão(média=0, desvio
padrão=1
entre quaisquer dois valores z1 e z2. Estes valores devem ter o mesmo sinal. O cálculo
efectua-se segundo a fórmula de Hastings (Best approximation)(Abramowitz &
Stegun, 1964).
Nos casos em que se pretenda utilizar a fórmula para calcular o integral entre dois
pontos
de sinais diferentes, tem que se calcular o integral à esquerda e somá-lo ao integral à
direita}
const
  p : real = 0.2316419;
  b1 : real = 0.319381530;
  b2 : real = -0.356563782;
  b3 : real = 1.781477937;
  b4 : real = -1.821255978;
  b5 : real = 1.330274429;
var
  i : integer;
  t,integral1,integral2 : real;

begin
  for i := 1 to 2 do begin
    case i of
      1 : begin
        if z2 < 0 then z2 := abs(z2);
        t := 1/(1+p*z2);
        integral1:=1-(1/sqrt(2*Pi))*
          exp(-z2*z2/2)*(b1*t+b2*t*t+b3*t*t*t+b4*t*t*t*t+b5*t*t*t*t*t);
        end;
      2 : begin
        if z1 < 0 then z1 := abs(z1);
        t := 1/(1+p*z1);
        integral2:=1-(1/sqrt(2*Pi))*
          exp(-z1*z1/2)*(b1*t+b2*t*t+b3*t*t*t+b4*t*t*t*t+b5*t*t*t*t*t);
        end;
    end;
  end;
  integral_normal := integral1-integral2;
end;

```

```

function TReadFunction.class_st_dev(down_limit,upper_limit,average:real): real;
var
  minimum_sigma, sigma : real;
begin

```

```
sigma := (average - down_limit)/sigma_number;  
minimum_sigma := sigma;  
sigma := (upper_limit - average)/sigma_number;  
if sigma < minimum_sigma then minimum_sigma := sigma;  
class_st_dev := minimum_sigma;  
end;  
end.
```

unit Prodobjt; {Produtor primário genérico}

interface

uses Strings, Ecoconst, ReadVars, ReadFunc , Hydrobjt, Dissobjt, Spmobjt;

const

latitude = 38.4; {Cabo Espichel}
TP = 12.416; {Tidal period}
TPS = 0.833; {Desfasamento diário da maré (h)}
LightToPAR : real = 0.42; {Parsons et al., 1984}
IncidentLight : real = 0.85; {Parsons et al., 1984}

type

titem = array [1..6000] of real; {Matriz genérica para leitura de ficheiros}
rad = array [1..16,1..365] of real; {Matriz para armazenar valores de radiação global}
temp = array [1..31, 1..12] of real; {Matriz para armazenar valores de temperatura}
mar = array [1..120,1..12] of real; {Matriz para armazenar tabela de marés}
prof = array [1..MaxBoxes,1..MaxLayers] of real;
pprof = ^prof;
box_species = array[1..MaxBoxes,1..5] of real;
box_spec = ^box_species;

PProdutor = ^TProdutor;

TProdutor = object(TReadFunction)

river_phyto, ocean_phyto,
k_value, {Coeficiente de extinção}
Pmax, Imax, Ks, beta, {Parâmetros das curvas P-I}
productivity, limiting_nutrient,
dw_c, dw_n, dw_p, dw_fw, {Factores de conversão}
chl_carbon, chl_biomass, {Factores de conversão}
NPP_GPP, DOC_loss, DOC_StressLoss, {Factores de conversão}
aurora, ocase, light_window0, {Parâmetros para cálculo da sobreposição
light_window, {da maré vazia com o fotoperíodo}
PhoticDepth, tidal_height,
tidal_amplitude, Tempo_Solar_Verdadeiro, I_timestep,
response_time, inhibition_time : real;
critical_exposure_time : array[0..integration_steps1, 1..MaxBoxes, 1..MaxLayers]
of extended;
lin, col, n, t, box, layer,
diaseg, dia, total_species : integer;
class_max_limit, class_min_limit : array[1..MaxClasses] of real;
I_timestep_pred, light_exposure_time, critical_exposure_time : real_array;
POM_loss, DOM_loss, POM_flux, DOM_flux,
respirated, respirated_flux, ext_coef,
layer_min_prof, layer_max_prof : conc_data;

```

{PUBLIC METHODS}
constructor init;
destructor done; virtual;
procedure go(time : real); virtual;
procedure turnon(var SendObj : ShortChartype; var Code : integer;
var all_sent : boolean); virtual;
procedure respond(var obj_value : real; box_no, box_layer : integer;
par_name : shortchartype); virtual;
procedure respondnew (harvestable_size : real; box_no, layer_no: integer;
var harvestable_class: integer; var harvestable_biomass: real);virtual;
procedure balancenew (harvestable_class, box_no, layer_no : integer;
harvestable_size : real; harvest_efficiency : real;
var removed_biomass: real); virtual;
procedure balance(obj_value : real; box_no, box_layer : integer;
par_name : shortchartype); virtual;
procedure integrate; virtual;
procedure overlap(total_spec : integer); virtual;
{PRIVATE METHODS}
procedure lertemp;
procedure lerrad;
procedure lermar;
procedure mare(day, hour: real);virtual;
procedure rad(var It: real; box_no, layer_no : integer; z,time : real);
procedure radiation (z : real);
procedure mean_watercolumnradiation(z : real);
procedure surface_radiation; virtual;
procedure lightwindow; virtual;
procedure meanradiation(var It : real; initial_time,final_time : real);
procedure opticalpath(var optical_path : real; TSV : real);
{Funções}
function PM (h2,h1,t1,t2 : real) : real;
function BM (h2,h1,t1,t2 : real) : real;
function kPM (tidal_amplitude1 : real; i : integer) : real;
function kBM (tidal_amplitude1 : real; i : integer) : real;
function arcsin (x : real) : real;
end;

```

```

Procedure ReadGlobalPointers(NewPointers : boolean);
var profptr : pprof; {Profundiade das caixas}
    Pitem : ^Titem; {Variável genérica, utilizada para leitura de fich.}
    radptr : ^rad; {Valores de radiação à superfície}
    tempptr : ^temp; {Temperaturas da água}
    marptr : ^mar; {Alturas de maré em PM e BM, constantes das tabelas}
    horaptr : ^mar; {Horas correspondentes às alturas acima referidas}
    overl,hdryw,pw1,pw2 : box_spec;

```

```
current_time: real; year, month, date, julian_day: integer;
```

```
implementation
```

```
{PUBLIC METHODS}
```

```
constructor TProdutor.init;
```

```
var
```

```
  i,j : integer; read_ok : boolean;
```

```
begin
```

```
  new(generic); new(generic_load); new(generic_flux);
```

```
  new (POM_loss); new (DOM_loss); new(POM_flux); new(DOM_flux);
```

```
  new(respirated); new(respirated_flux); new(ext_coef);
```

```
  new (GPP); new (NPP);
```

```
  tidal_height := 0.5; {Altura da maré (m)}
```

```
  aurora := 8; {Valor escolhido arbitrariamente}
```

```
  sv_count := 0;
```

```
  timestep := 0;
```

```
  I_timestep := 0;
```

```
  for i := 0 to integration_steps-1 do begin
```

```
    for j := 1 to n_Boxes do begin
```

```
      for k := 1 to n_layers do begin
```

```
        I_timestep_pred[i,j,k] := 0;
```

```
        light_exposure_time[i,j,k] := 0;
```

```
        critical_exposure_time[i,j,k] := 0;
```

```
      end;
```

```
    end;
```

```
  end;
```

```
  light_window := 0;
```

```
  julian_day := 1; year := 1;
```

```
  response_time := 0; inhibition_time := 0;
```

```
end;
```

```
destructor TProdutor.done;
```

```
begin
```

```
  dispose(generic); dispose(generic_load); dispose(generic_flux);
```

```
  dispose (POM_loss); dispose (DOM_loss); dispose(POM_flux);
```

```
  dispose(DOM_flux);
```

```
  dispose(respirated); dispose(respirated_flux); dispose(ext_coef);
```

```
  dispose (GPP); dispose (NPP);
```

```
end;
```

```
procedure TProdutor.turnon;
```

```
begin
```

end;

```
procedure TProdutor.respond;  
begin  
end;
```

```
procedure TProdutor.respondnew;  
begin  
end;
```

```
procedure TProdutor.balancenew;  
begin  
end;
```

```
Procedure TProdutor.go;  
var i : integer;  
begin  
    timestep := time;  
end;  
    {Passive methods}  
Procedure TProdutor.balance(obj_value : real; box_no, box_layer : integer;  
par_name : shortchartype);  
var i,j : integer;  
begin  
    {All values debited as ugCdia-1 m-3}  
    for i := 1 to N_boxes do begin  
        for j := 1 to N_layers do begin  
            if i = box_no then begin  
                generic_flux^[i,j] := generic_flux^[i,j] + obj_value;  
            end;  
        end;  
    end;  
end;  
end;
```

{Neutral methods}

```
Procedure TProdutor.integrate;  
begin  
end;
```

{PRIVATE METHODS}


```

procedure TProdutor.lertemp; {Leitura dos valores diários de temperatura}
var
  i,j : integer;
  nome : string;
begin
  for i := 1 to row do
    for j := 1 to column do tempptr^[i,j] := Pgeneric_x^[j+(column * pred(i))];
  end;
end;

```

```

procedure TProdutor.lerrad; {Leitura dos dados de radiação global média diária}
var
  i,j : integer;
  nome : string;
begin
  for i := 1 to row do begin
    for j := 1 to column do begin
      radptr^[j,i] := Pgeneric_x^[j+(column * pred(i))];
    end;
  end;
end;
end;

```

```

procedure TProdutor.lermar; {Leitura da tabela de marés}
var
  i,j,k : integer;
begin
  k := 1;
  for i := 1 to row do begin
    j := 0;
    while j < column/2 do begin
      j := j + 1;
      horaptr^[i,j] := Pgeneric_x^[k];
      marptr^[i,j] := Pgeneric_x^[succ(k)];
      k := k + 2;
    end;
  end;
end;
end;

```

```

procedure TProdutor.mare;
{Este procedimento calcula a altura da maré}
var
  ii,jj,n,t : integer;
  hour1, hour2, hourt,hourt1 : real;
begin
  row := 120;
  if (julian_day = 1) then begin

```

```

lin := 0; diaseg := julian_day;
n := 1; t := 1;
ii := n; jj := t;
end;
if julian_day <> 1 then begin
  n := 1; diaseg := julian_day - date + 1;
  if ((month > 1) and (date = 1)) then
    if ((int(horaptr^[n, month])) + (horaptr^[n, month] - int(horaptr^[n, month])) *
      100/60 > hour) then begin
      n := row; month := month - 1; diaseg := diaseg - 1;
      if horaptr^[n, month] < 0 then
        while horaptr^[n, month] < 0 do begin;
          n := n - 1;
        end;
      end;
    end;
  t := month; jj := t;
end;
if diaseg > julian_day then diaseg := julian_day;
while ((int(horaptr^[n, t])) + (horaptr^[n, t] - int(horaptr^[n, t])) * 100/60 < hour)
or (diaseg < julian_day) do begin
  if n = row then begin
    ii := 0; jj := t + 1;
  end;
  if n < row then begin
    ii := n;
    jj := t;
  end;
  if (horaptr^[n, t] > horaptr^[ii + 1, jj]) then
    diaseg := diaseg + 1;
  if ((int(horaptr^[ii + 1, jj])) +
    (horaptr^[ii + 1, jj] - int(horaptr^[ii + 1, jj])) * 100/60 < hour)
    and (diaseg > julian_day) then horaptr^[ii + 1, jj] := 24 + horaptr^[ii + 1, jj];
  n := ii + 1; t := jj;
  lin := n - 1; col := t;
  if lin = 0 then begin
    lin := row;
    col := jj - 1;
  end;
  if horaptr^[n, t] < 0 then
    begin
      while horaptr^[n, t] < 0 do
        begin;
          n := n + 1;
          if n > row then
            begin
              n := 1;
              t := t + 1;
            end;
        end;
    end;

```

```

    end;
end;
if horaptr^[lin,col] < 0 then
while horaptr^[lin,col] < 0 do
begin
    lin := lin - 1;
end;
end;
hour1 := int(horaptr^[lin,col]) + (horaptr^[lin,col] - int(horaptr^[lin,col])) * 100/60;
hour2 := int(horaptr^[n,t]) + (horaptr^[n,t] - int(horaptr^[n,t])) * 100/60;
if hour2 >= 24 then horaptr^[n,t] := horaptr^[n,t]-24;
if hour2 < hour1 then
hourt := hour2 + 24 - hour1
else hourt := hour2 - hour1;
if hour < hour1 then
hourt1 := hour + 24 - hour1
else hourt1 := hour - hour1;
if marptr^[n,t] > marptr^[lin,col] then tidal_height :=
PM(marptr^[n,t],marptr^[lin,col],hourT1,hourt)
else tidal_height := BM(marptr^[n,t],marptr^[lin,col],hourT1,hourt);
tidal_amplitude := abs(marptr^[n,t] - marptr^[lin,col]);
end;
end;

```

```

procedure TProdutor.meanradiation;
var
    i,tsv_initial : integer;
    rad1,rad2,rad3 : real;
    period1,period2,period3 : real;
    actual_time: real;
    delta : real;
begin
    i := 0;
    tsv_initial := trunc(initial_time{Tempo_solar_verdadeiro});
    rad1 := 0; rad2 := 0; rad3 := 0;
    period1 := 0; period2 := 0; period3 := 0;
    actual_time := 0 ;
    delta := final_time - initial_time;
    while (actual_time < 20) and (actual_time <= final_time) do begin
        if i = 0 then begin
            period1 := int(initial_time + 1) - initial_time;
            rad1 := period1 * radptr^[tsv_initial - 3,julian_day];
            actual_time := initial_time + period1;
        end;
        if i > 0 then begin
            actual_time := actual_time + 1;
            if actual_time >= final_time then begin

```

```

    period3 := final_time - int(final_time);
    rad3 := period3 * radptr^[tsv_initial + i - 3,julian_day];
end;
if (actual_time < final_time) then begin
    period2 := 1;
    rad2 := rad2 + period2 * radptr^[tsv_initial + i - 3,julian_day];
end;
end;
i := i + 1;
end;
if delta > 1 then
    It := (rad1 + rad2 + rad3)/delta else
    It := rad1/period1;
end;
end;

```

```

procedure TProdutor.rad;      {It - intensidade luminosa à superfície}
var
    {z - profundidade da caixa}
    k,prof,z1, tsv : real;      {z1 - percurso optico}
begin
    tsv := time;
    k := ext_coef^[box_no,layer_no];
    prof := z + tidal_height;
    z1 := prof;
    if (prof <= 0) then begin
        k := 0; z1 := 0; It := It * LightToPAR;
    end;
    if prof > 0 then begin
        It := LightToPAR * IncidentLight * It;
        opticalpath(z1,tsv);
    end;
    It := It*exp(-k*z1);
end;

```

```

procedure TProdutor.opticalpath(var optical_path : real; TSV : real);
{Nota - Este procedimento calcula o percurso óptico da luz com base na altura
do Sol e data. Para que os cálculos se mantenham actualizados durante o
período correspondente ao passo do modelo, este não deve exceder 1 hora.}
var
    sinsigma,sigma,w,sinalfa,alfa,i,sinr,r : real;
begin
    sinsigma := -sin(23.45*Pi/180) * cos(Pi/180*360*(julian_day + 10)/365.25);
    sigma := arcsin (sinsigma) * 180/Pi;
    w := 15*(TSV - 12);
    sinalfa := sin(latitude * Pi/180) * sinsigma + cos(latitude * Pi/180) *

```

```

cos (w * Pi/180) * cos (sigma * Pi/180);
alfa := arcsin (sinalfa) * 180/Pi;
i := 90 - alfa;
sinr := sin(i*Pi/180)/1.33;
r := arcsin(sinr) * 180/Pi;
optical_path := optical_path/cos(r*Pi/180);
end;

```

```

function TProdutor.PM (h2,h1,t1,t2 : real) : real;
begin
  PM := (h2+h1)/2+((h2-h1)/2)*(-1)*cos(Pi*t1/t2);
end;

```

```

function TProdutor.BM (h2,h1,t1,t2 : real): real;
begin
  BM := (h2+h1)/2+((h1- h2)/2)*cos(Pi*t1/t2);
end;

```

```

function TProdutor.arcsin (x : real) : real;
begin
  arcsin := x + ((x*x*x)/(2*3))+ (1*3*(x*x*x*x*x)/(2*4*5))
    + (1*3*5*(x*x*x*x*x*x*x)/(2*4*6*7));
end;

```

```

Procedure ReadGlobalPointers(NewPointers : boolean);
begin
  if NewPointers then begin
    new (profptr);
    new (pitem); new (tempptr); new (horaptr);
    new (radptr); new (marptr);
    new (hdryw); new (overl); new(pw1); new(pw2);
  end else begin
    dispose (profptr);
    dispose (pitem); dispose (tempptr); dispose (horaptr); dispose (radptr);
    dispose(marptr); dispose (hdryw); dispose (overl);dispose(pw1);dispose(pw2);
  end;
end;

end.

```

```

{$N+}
unit Gelobjt;

interface

uses Strings, Ecoconst, ReadVars,ReadFunc,Prodobjt,Dissobjt, Spmobjt,
    WinProcs,WinTypes, Macroobjt, WinCrt;
const

    {PUBLIC}
    latitude : real = 38.4; {Cabo Espichel}

type {Fitobenthic object}

PGelidium_sesquipedale = ^Gelidium_sesquipedale;
Gelidium_sesquipedale = object(TProdutor)
    Gelidium_biomass,Gelidium_biomass_flux,Gelidium_density,
    Gelidium_density_flux,
    Gelidium_current_size,{Gelidium_initial_size,}Gelidium_past_size,Delta_size,
    Gelidium_lower_limit,Gelidium_upper_limit: class_data;
    Gelidium_prof,Gelidium_area,daily_mortality: conc_data;
    average_weight,total_gelobj,adaptation_depth1, adaptation_depth2,tagg_loss : real;
    biomass_transition, density_transition : array[1..MaxClasses, 1..MaxClasses] of real;
    optimal_light : array[1..4] of real;
    {PUBLIC METHODS}
    constructor init;
    destructor done; virtual;
    procedure turnon(var SendObj : ShortChartype; var Code : integer;
        var all_sent : boolean); virtual;
    procedure respond(var obj_value : real; box_no, box_layer : integer;
        par_name : shortchartype);virtual;
    procedure integrate;virtual;
    procedure go(time : real);virtual;
    procedure respondnew (harvestable_size : real; box_no, layer_no: integer;
        var harvestable_class: integer; var harvestable_biomass: real);virtual;
    procedure balancenew (harvestable_class, box_no, layer_no : integer;
        harvestable_size : real; harvest_efficiency : real;
        var removed_biomass: real); virtual;

    {PRIVATE METHODS}
    {ACTIVE}
    procedure production;virtual;
    procedure respiration;virtual;
    procedure mortality;virtual;
    procedure recruitment(boxnumber,layernumber,recruits_class: integer;
        recruit_number, recruit_size : real); virtual;

```

```

procedure breakdown;virtual;
procedure exsudation;virtual;
procedure class_max;virtual;
procedure class_transition; virtual;
procedure class_transition_normal; virtual;
procedure reproduction; virtual;
function quebra_probabilistica(size : real) : real;
function quebra_media (size : real) : real;
function peso_vs_comprimento (size : real) : real;virtual;
function comprimento_vs_peso (weight : real) : real;virtual;
end;

```

```

PGelidium_sesquipedale1 = ^Gelidium_sesquipedale1;
Gelidium_sesquipedale1 = object(Gelidium_sesquipedale)
  {PUBLIC METHODS}
  constructor init;
  destructor done; virtual;
  procedure turnon(var SendObj : ShortChartype; var Code : integer;
    var all_sent : boolean); virtual;
  procedure respond(var obj_value : real; box_no, box_layer : integer;
    par_name : shortchartype);virtual;
  procedure integrate;virtual;
  {Private methods}
  procedure production; virtual;
  procedure respiration; virtual;
  procedure exsudation; virtual;
  procedure WriteFile;virtual;
  function peso_vs_comprimento (size : real) : real;virtual;
  function comprimento_vs_peso (weight : real) : real;virtual;
end;

```

```

var
  read_ok : boolean;
  dias_do_mes : array[1..12] of real;
  harvest_biomass : conc_data;

```

implementation

{Gelidium_sesquipedale}

```

constructor Gelidium_sesquipedale.init;
var

```

```

    i,j, k : integer;
    read_ok : boolean;
begin
    for i := 1 to 12 do begin
        case i of
            1: dias_do_mes[i] := 31;
            2: dias_do_mes[i] := 28;
            3: dias_do_mes[i] := 31;
            4: dias_do_mes[i] := 30;
            5: dias_do_mes[i] := 31;
            6: dias_do_mes[i] := 30;
            7: dias_do_mes[i] := 31;
            8: dias_do_mes[i] := 31;
            9: dias_do_mes[i] := 30;
            10: dias_do_mes[i] := 31;
            11: dias_do_mes[i] := 30;
            12: dias_do_mes[i] := 31;
        end;
    end;

    Tprodutor.init;
    {Conversion factors}
    dw_c := 0.4218{conversão de peso seco para carbono - Duarte (unpublished)};
    dw_n := 0.0350; {conversão de peso seco para azoto - Duarte (unpublished)}
    dw_p := 0.000548;{conversão de peso seco para fósforo - Duarte (unpublished)}

    {Inicialização de constantes}
    current_time := 0; month := 1; date := 1;
    tagg_loss := 0.0011;
    child_name := 'Gelidium sesquipedale';
    total_gelobj := 14;
    optimal_light[1] := 262.6; optimal_light[2] := 276.9;
    optimal_light[3] := 258.2; optimal_light[4] := 258.4;
    adaptation_depth1 := 13; adaptation_depth2 := 17;

    new(Gelidium_biomass);new(Gelidium_density);
    new(Gelidium_biomass_flux);
    new(Gelidium_density_flux);new(Gelidium_current_size);
    {new (Gelidium_initial_size);} new(Gelidium_past_size);new(Delta_size);
    new(Gelidium_prof);new(Gelidium_area);new(Gelidium_lower_limit);
    new(Gelidium_upper_limit);new(layer_min_prof);new(layer_max_prof);
    new(daily_mortality);
    for i:= 1 to n_boxes do begin
        for j := 1 to n_layers do begin
            POM_loss^[i,j] := 0; POM_flux^[i,j] := 0;
            DOM_loss^[i,j] := 0; DOM_flux^[i,j] := 0;

```



```

    respired^[i,j] := 0; respired_flux^[i,j] := 0;
    layer_min_prof^[i,j] := 0; layer_max_prof^[i,j] := 0;
    daily_mortality^[i,j] := 0; ext_coef^[i,j] := 0;
    GPP^[i,j] := 0; NPP^[i,j] := 0;
    for k := 1 to MaxClasses do begin
        Gelidium_biomass^[i,j,k] := 0;
        Gelidium_biomass_flux^[i,j,k] := 0;
        Gelidium_density^[i,j,k] := 0;
        Gelidium_density_flux^[i,j,k] := 0;
        Gelidium_current_size^[i,j,k] := 0;
        { Gelidium_initial_size^[i,j,k] := 0; }
        Gelidium_past_size^[i,j,k] := 0;
        Delta_size^[i,j,k] := 0;
    end;
end;
end;

{Leitura das variáveis de estado e constantes que
podem ser alteradas no ficheiro cabovars.eco}

P_read := New(PReader,init(read_ok));
object_name := child_name;
can_read := P_read^.can_read;
position_cell;
for i := 1 to MaxClasses*5+7 do begin
    read_variablename;
    read_endmembers;
    read_initialconditions;
    read_loads;
    river_phyto := generic_river; ocean_phyto := generic_ocean;
    if i <= MaxClasses then begin
        for j:= 1 to n_boxes do begin
            for k := 1 to n_layers do
                Gelidium_biomass^[j,k,i] := generic^[j,k];
            end;
        end;
    end;
    if (i > MaxClasses) and (i <= 2*MaxClasses) then begin
        for j := 1 to n_boxes do begin
            for k:= 1 to n_layers do
                Gelidium_density^[j,k,i-MaxClasses] := generic^[j,k];
            end;
        end;
    end;
    if (i > 2*MaxClasses) and (i <= 3*MaxClasses) then begin
        for j := 1 to n_boxes do begin
            for k:= 1 to n_layers do
                Gelidium_upper_limit^[j,k,i-2*MaxClasses] := generic^[j,k];
            end;
        end;
    end;
end;

```

```

    end;
end;
if (i > 3*MaxClasses) and (i <= 4*MaxClasses) then begin
    for j := 1 to n_boxes do begin
        for k:= 1 to n_layers do
            Class_max_limit[i-3*MaxClasses] := generic^[j,k];
        end;
    end;
end;
if (i > 4*MaxClasses) and (i <= 5*MaxClasses) then begin
    for j := 1 to n_boxes do begin
        for k:= 1 to n_layers do
            Class_min_limit[i-4*MaxClasses] := generic^[j,k];
        end;
    end;
end;
case i of
    5*MaxClasses + 1 :for j := 1 to n_boxes do begin
        for k:= 1 to n_layers do begin
            Gelidium_prof^[j,k] := generic^[j,k];
            profptr^[j,k] := Gelidium_prof^[j,k];
            layer_min_prof^[j,k] := profptr^[j,k];
        end;
    end;
    5*MaxClasses + 2 :for j := 1 to n_boxes do begin
        for k:= 1 to n_layers do begin
            layer_max_prof^[j,k] := generic^[j,k];
        end;
    end;
    5*MaxClasses + 3 :for j := 1 to n_boxes do begin
        for k:= 1 to n_layers do begin
            Gelidium_area^[j,k] := generic^[j,k];
        end;
    end;
    5*MaxClasses + 4 :for j := 1 to n_boxes do begin
        for k:= 1 to n_layers do begin
            response_time := generic^[j,k];
        end;
    end;
    5*MaxClasses + 5:for j := 1 to n_boxes do begin
        for k:= 1 to n_layers do begin
            inhibition_time := generic^[j,k];
        end;
    end;
    5*MaxClasses + 6:for j := 1 to n_boxes do begin
        for k:= 1 to n_layers do begin
            daily_mortality^[j,k] := generic^[j,k];
        end;
    end;
end;

```

```

    end;
    5*MaxClasses + 7:for j := 1 to n_boxes do begin
        for k:= 1 to n_layers do begin
            ext_coef^[j,k] :=generic^[j,k];
        end;
    end;

end;
end;

{Cálculo das dimensões iniciais das algas de cada classe}
for i := 1 to n_boxes do begin
    for j := 1 to n_layers do begin
        for k:= 1 to MaxClasses do begin
            {julian_day := 138; }
            if Gelidium_density^[i,j,k] <> 0 then
                Gelidium_current_size^[i,j,k]:=
                    comprimento_vs_peso(Gelidium_biomass^[i,j,k]/
                        Gelidium_density^[i,j,k]);
                Gelidium_past_size^[i,j,k] := Gelidium_current_size^[i,j,k];
                julian_day := 1;
            end;
        end;
    end;
end;

dispose(P_read,done);
name := 'temp.txt';
P_read := new(PReadFunction,init(read_ok));
row := P_read^.row - 3; column := P_read^.column;
Pgeneric_x := P_read^.PGeneric_x; lertemp;
dispose (P_read, done);
name := 'rad.txt';
P_read := new(PReadFunction,init(read_ok));
row := P_read^.row - 3; column := P_read^.column;
Pgeneric_x := P_read^.PGeneric_x;lerrad;
dispose (P_read, done);
name := 'mtotal.txt';
P_read := new(PReadFunction,init(read_ok));
row := P_read^.row - 3; column := P_read^.column;
Pgeneric_x := P_read^.PGeneric_x; lermar;
dispose (P_read, done);

{Criação de um ficheiro para escrita de resultados}

name := 'output.xls';
AssignFile;

```

```

rewrite(genfile);
write (genfile,'Dia');write (genfile, #9);
for i := 1 to n_boxes do begin
  for j:= 1 to n_layers do begin
    for k := 1 to MaxClasses do begin
      write(genfile,'Classe',' ',k,'(gm-2)'); write(genfile,#9);
    end;
    write(genfile,'[0,5] gm-2');write(genfile,#9);
    write(genfile,'[5,10] gm-2');write(genfile,#9);
    write(genfile,'[10,15] gm-2');write(genfile,#9);
    write(genfile,'[15,...] gm-2');write(genfile,#9);
    for k := 1 to MaxClasses do begin
      write(genfile,'Classe',' ',k,'(ind.m-2)'); write(genfile,#9);
    end;
    write(genfile,'[0,5] ind.m-2');write(genfile,#9);
    write(genfile,'[5,10] ind.m-2');write(genfile,#9);
    write(genfile,'[10,15] ind.m-2');write(genfile,#9);
    write(genfile,'[15,...] ind.m-2');write(genfile,#9);
    write(genfile,'POM loss gm-2');write(genfile,#9);
    write(genfile,'DOM loss gm-2');write(genfile,#9);
    write(genfile,'Respirated loss gm-2');write(genfile,#9);
    write(genfile,'GPP (gm-2)'); write(genfile,#9);
    write(genfile,'NPP (gm-2)'); write(genfile,#9);
  end;
end;
write(genfile,#13);
end;

destructor Gelidium_sesquipedale.done;
begin
  Tprodutor.done;
  dispose (Gelidium_biomass);dispose (Gelidium_density);
  dispose (Gelidium_biomass_flux); dispose (Gelidium_density_flux);
  dispose(Gelidium_current_size); {dispose (Gelidium_initial_size); }
  dispose(Gelidium_past_size);dispose (Delta_size);
  dispose (Gelidium_prof);dispose (Gelidium_area);
  dispose (Gelidium_lower_limit); dispose(Gelidium_upper_limit);
  dispose (layer_min_prof); dispose (layer_max_prof);
  dispose(daily_mortality);
end;

procedure Gelidium_sesquipedale.turnon;
begin
end;

```

```

procedure Gelidium_sesquipedale.respond;
begin
end;

```

```

procedure Gelidium_sesquipedale.go;
var
  i,j,k, day : integer;

begin
  timestep := time;
  for i := 1 to n_boxes do begin
    for j := 1 to n_layers do begin
      GPP^[i,j] := 0; NPP^[i,j] := 0;
    end;
  end;
  {A hora_corrente inicial tem que ser > 2 horas e 25 minutos
  que é a primeira hora que aparece na tabela de marés}
  current_time := current_time + time_conv*24;
  if (julian_day <> 1) or (current_time > 2.5) then begin
    if round(current_time) >= 24 then begin
      current_time := current_time-24;
      julian_day := succ(julian_day);
      date := succ(date);
    end;
    if date > dias_do_mes[month] then begin
      if month = 12 then month := 1 else
      month := succ(month);
      date := 1;
    end;
    if julian_day > 365 then begin
      inc(year);
      julian_day := 1;
    end;
    Tempo_Solar_Verdadeiro := current_time - 0.58;
    mare(julian_day, current_time);
    if (tempo_solar_verdadeiro > 4) and (tempo_solar_verdadeiro < 20) then
      {horas em que pode haver luz}
      production
    else begin
      for i := 0 to integration_steps-1 do begin
        for j := 1 to n_boxes do begin
          for k := 1 to n_layers do begin
            light_exposure_time[i,j,k] := 0;

```

```

        end;
    end;
end;
respiration;
exsudation;
mortality;
breakdown;
reproduction;
end;
end;
end;

```

```

Procedure Gelidium_sesquipedale.integrate;
var i,j,k : integer;

```

```

begin
    {Biomassas}
    for k := 1 to MaxClasses do begin
        for i := 1 to N_boxes do begin
            for j := 1 to N_layers do begin
                generic^[i,j] := Gelidium_biomass^[i,j,k];
                generic_flux^[i,j] := Gelidium_biomass_flux^[i,j,k];
            end;
        end;
    end;
    Treader.integrate;
    for i := 1 to N_boxes do begin
        for j := 1 to N_layers do begin
            Gelidium_biomass^[i,j,k] := generic^[i,j];
            Gelidium_biomass_flux^[i,j,k] := generic_flux^[i,j];
            {debugger ('Gel_biom=',Gelidium_biomass^[i,j,k]);}
        end;
    end;
end;
for i := 1 to N_boxes do begin
    for j := 1 to N_layers do begin
        for k:= 1 to MaxClasses do begin
            if Gelidium_biomass^[i,j,k] < 0 then Gelidium_biomass^[i,j,k] := 0;
        end;
    end;
end;
end;
    {Densidades}
    for k := 1 to MaxClasses do begin
        for i := 1 to N_boxes do begin
            for j := 1 to N_layers do begin
                generic^[i,j] := Gelidium_density^[i,j,k];
            end;
        end;
    end;
end;

```

```

        generic_flux^[i,j] := Gelidium_density_flux^[i,j,k];
    end;
end;
Treader.integrate;
for i := 1 to N_boxes do begin
    for j := 1 to N_layers do begin
        Gelidium_density^[i,j,k] := generic^[i,j];
        Gelidium_density_flux^[i,j,k] := generic_flux^[i,j];
        {debugger ('Gel_dens=',Gelidium_density^[i,j,k]);}
    end;
end;
end;
for i := 1 to N_boxes do begin
    for j := 1 to N_layers do begin
        for k:= 1 to MaxClasses do begin
            if Gelidium_density^[i,j,k] < 0 then Gelidium_density^[i,j,k] := 0;
        end;
    end;
end;
end;
{Matéria orgânica particulada}
for i := 1 to N_boxes do begin
    for j:= 1 to n_layers do begin
        generic^[i,j] := POM_loss^[i,j];
        generic_flux^[i,j] := POM_flux^[i,j];
    end;
end;
end;
TReader.integrate;
for i:= 1 to N_boxes do begin
    for j:= 1 to N_layers do begin
        POM_loss^[i,j] := generic^[i,j];
        POM_flux^[i,j] := generic_flux^[i,j];
    end;
end;
end;
{Matéria orgânica dissolvida - resultado da exsudação}
for i := 1 to N_boxes do begin
    for j:= 1 to n_layers do begin
        NPP^[i,j] := NPP^[i,j] - DOM_flux^[i,j]*time_conv;
        generic^[i,j] := DOM_loss^[i,j];
        generic_flux^[i,j] := DOM_flux^[i,j];
    end;
end;
end;
TReader.integrate;
for i:= 1 to N_boxes do begin
    for j:= 1 to N_layers do begin
        DOM_loss^[i,j] := generic^[i,j];
        DOM_flux^[i,j] := generic_flux^[i,j];
    end;
end;
end;

```

```

    end;
end;
{Biomassa perdida pela respiração}
for i := 1 to N_boxes do begin
    for j:= 1 to n_layers do begin
        NPP^[i,j] := NPP^[i,j] - respired_flux^[i,j]*time_conv;
        generic^[i,j] := respired^[i,j];
        generic_flux^[i,j] := respired_flux^[i,j];
    end;
end;
TReader.integrate;
for i:= 1 to N_boxes do begin
    for j:= 1 to N_layers do begin
        respired^[i,j] := generic^[i,j];
        respired_flux^[i,j] := generic_flux^[i,j];
    end;
end;
class_transition_normal;
class_transition;
class_max;
end;

```

```

procedure Gelidium_sesquipedale.respondnew;

```

```

var

```

```

    k : integer;

```

```

begin

```

```

    if year <> 1 then harvestable_biomass := 0 else begin

```

```

        k := 0; harvestable_biomass := 0;

```

```

        repeat

```

```

            inc(k);

```

```

        until (k = MaxClasses) or ((Class_max_limit[k] >= harvestable_size) and
        (Gelidium_past_size^[box_no,layer_no,k] > harvestable_size));

```

```

        harvestable_class := k;

```

```

        for k := harvestable_class to MaxClasses do

```

```

            harvestable_biomass := harvestable_biomass +

```

```

            (peso_vs_comprimento(Gelidium_past_size^[box_no,layer_no,k])-

```

```

            peso_vs_comprimento(harvestable_size))*Gelidium_density^[box_no,layer_no,k];

```

```

        {All values debited as gDW m-2}

```

```

    end;

```

```

end;

```

```

procedure Gelidium_sesquipedale.balancenew;

```

```

var k : integer;

```



```

    lower_limit, harvest : real;
begin
    {All values debited as gDW m-2}
    removed_biomass := 0;
    for k := harvestable_class to MaxClasses do begin
        if harvestable_size <= Class_min_limit[k] then lower_limit:= Class_min_limit[k]
        else lower_limit := harvestable_size;
        harvest := harvest_efficiency*
            (Peso_vs_comprimento(Gelidium_past_size^[box_no,layer_no,k])
            -Peso_vs_comprimento(Harvestable_size))*
            Gelidium_density^[box_no,layer_no,k];
        removed_biomass := removed_biomass + harvest;
        if (k = harvestable_class)and (Gelidium_density^[box_no,layer_no,k]>0) then begin
            Gelidium_biomass_flux^[box_no,layer_no,k]:=
            Gelidium_biomass_flux^[box_no,layer_no,k]
                - harvest;
            Delta_size^[box_no,layer_no,k] := Peso_vs_comprimento
            ((Gelidium_biomass^[box_no,layer_no,k]-harvest*time_conv)/
            Gelidium_density^[box_no,layer_no,k])-Peso_vs_comprimento
            (Gelidium_biomass^[box_no,layer_no,k]/
            Gelidium_density^[box_no,layer_no,k]);
            Gelidium_current_size^[box_no,layer_no,k]:=
            Gelidium_current_size^[box_no,layer_no,k]+
            delta_size^[box_no,layer_no,k];
        end;
        if (k > Harvestable_class) and (Gelidium_density^[box_no,layer_no,k]>0)
        then begin
            Gelidium_density_flux^[box_no,layer_no,Harvestable_class] :=
            Gelidium_density_flux^[box_no,layer_no,Harvestable_class]+
            harvest_efficiency*Gelidium_density^[box_no,layer_no,k];
            if Gelidium_density^[box_no,layer_no,Harvestable_class]=0 then
            Gelidium_current_size^[box_no,layer_no,Harvestable_class]:=
            Harvestable_size
            else begin
                Delta_size^[box_no,layer_no,Harvestable_class] := Peso_vs_comprimento
                ((Gelidium_biomass^[box_no,layer_no,Harvestable_class]+
                harvest_efficiency*Gelidium_density^[box_no,layer_no,k]*
                Peso_vs_comprimento(Harvestable_size)*time_conv)/
                (Gelidium_density^[box_no,layer_no,Harvestable_class]+
                harvest_efficiency*Gelidium_density^[box_no,layer_no,k]*time_conv))-
                Peso_vs_comprimento
                (Gelidium_biomass^[box_no,layer_no,Harvestable_class]/
                Gelidium_density^[box_no,layer_no,Harvestable_class]);
                Gelidium_current_size^[box_no,layer_no,Harvestable_class] :=
                Gelidium_current_size^[box_no,layer_no,Harvestable_class]+
                delta_size^[box_no,layer_no,Harvestable_class];
            end;
        end;
    end;
end;

```

```

end;
Gelidium_biomass_flux^[box_no,layer_no,Harvestable_class] :=
Gelidium_biomass_flux^[box_no,layer_no,Harvestable_class]+
harvest_efficiency*Gelidium_density^[box_no,layer_no,k]*
Peso_vs_comprimento(Harvestable_size);
Gelidium_biomass_flux^[box_no,layer_no,k]:=
Gelidium_biomass_flux^[box_no,layer_no,k]-
Gelidium_density^[box_no,layer_no,k]*harvest_efficiency*
peso_vs_comprimento(Gelidium_past_size^[box_no,layer_no,k]);
Gelidium_density_flux^[box_no,layer_no,k]:=
Gelidium_density_flux^[box_no,layer_no,k]-
(Gelidium_density^[box_no,layer_no,k]*harvest_efficiency);
end;
end;
end;

```

```

procedure Gelidium_sesquipedale.production;
begin
end;

```

```

Procedure Gelidium_sesquipedale.respiration;
begin
end;

```

```

Procedure Gelidium_sesquipedale.exsudation;
begin
end;

```

```

procedure Gelidium_sesquipedale.mortality;
var
  i, j, k : integer;
  mort_number, recruit_size: real;
begin
  for i := 1 to n_boxes do begin
    for j:= 1 to n_layers do begin
      mort_number := 0;
      for k:= 2 to MaxClasses do begin
        if (Gelidium_biomass^[i,j,k]>0) and (Gelidium_density^[i,j,k]>0) then
          begin
            mort_number := mort_number +
              Gelidium_density^[i,j,k]*(daily_mortality^[i,j]-tagg_loss);
            Gelidium_density_flux^[i,j,k] := Gelidium_density_flux^[i,j,k] -

```

```

    (daily_mortality^[i,j]-tagg_loss)*Gelidium_density^[i,j,k];
    Gelidium_biomass_flux^[i,j,k] := Gelidium_biomass_flux^[i,j,k] -
    (daily_mortality^[i,j]-tagg_loss)*Gelidium_biomass^[i,j,k];
    POM_flux^[i,j] := POM_flux^[i,j] +
    (daily_mortality^[i,j]-tagg_loss)*Gelidium_biomass^[i,j,k];
end;
end;
if mort_number > 0 then begin
    if Gelidium_past_size^[i,j,1] > Class_max_limit[1] then
        recruit_size := (Class_max_limit[1]-Class_min_limit[1])/2
    else recruit_size := Gelidium_past_size^[i,j,1];
    POM_flux^[i,j] := POM_flux^[i,j]-mort_number*
    peso_vs_comprimento(recruit_size);
    recruitment(i,j,1,mort_number,recruit_size);
end;
end;
end;
end;

procedure Gelidium_sesquipedale.recruitment;
var
    i, j : integer;
begin
    i := boxnumber; j := layernumber;
    Gelidium_density_flux^[i,j,1] := Gelidium_density_flux^[i,j,1] + recruit_number;
    Gelidium_biomass_flux^[i,j,1] := Gelidium_biomass_flux^[i,j,1] +
    recruit_number*
    Peso_vs_comprimento(recruit_size);
end;

procedure Gelidium_sesquipedale.breakdown;
var
    i, j, k : integer;
    probabilidade_de_quebra, dimensao_da_quebra, Biomassa_quebrada : real;
begin
    for i := 1 to n_boxes do begin
        for j := 1 to n_layers do begin
            for k := 1 to MaxClasses do begin
                if (Gelidium_biomass^[i,j,k] > 0) and (Gelidium_density^[i,j,k] > 0) then
                    begin
                        probabilidade_de_quebra :=
                        quebra_probabilistica(Gelidium_past_size^[i,j,k]);
                        if Gelidium_past_size^[i,j,k] > 35 then
                            dimensao_da_quebra := Gelidium_past_size^[i,j,k]-35 else

```

```

    dimensao_da_quebra := quebra_media (Gelidium_past_size^[i,j,k]);
    Biomassa_quebrada:=peso_vs_comprimento
    (Gelidium_past_size^[i,j,k])-
    peso_vs_comprimento(Gelidium_past_size^[i,j,k]-
    dimensao_da_quebra);
    Gelidium_biomass_flux^[i,j,k]:=Gelidium_biomass_flux^[i,j,k]-
    Biomassa_quebrada *
    Gelidium_density^[i,j,k] * probabilidade_de_quebra;
    POM_flux^[i,j] := POM_flux^[i,j] +
    Biomassa_quebrada *Gelidium_density^[i,j,k]*probabilidade_de_quebra;
    Delta_size^[i,j,k]:=
    (dimensao_da_quebra*probabilidade_de_quebra*time_conv);
    Gelidium_current_size^[i,j,k]:=Gelidium_current_size^[i,j,k]-
    Delta_size^[i,j,k];
    if Gelidium_current_size^[i,j,k] <= 0 then
    Gelidium_current_size^[i,j,k] := Gelidium_past_size^[i,j,k];
    if Gelidium_past_size^[i,j,k] <= 0 then
    Gelidium_current_size^[i,j,k] := (Class_max_limit[k]+Class_min_limit[k])/2;
    end;
  end;
end;
end;
end;
end;

```

```

procedure Gelidium_sesquipedale.class_transition;
var
  i, j, k, kk, l, m : integer;
  soma1, soma2 : real;
begin
  {Cálculo das transferências entre classes para aferição dos fluxos de biomassa}
  for i := 1 to N_boxes do begin
    for j := 1 to N_layers do begin
      for l := 1 to MaxClasses do begin
        if Gelidium_current_size^[i,j,l]<0 then begin
          debugger ('erro',3);debugger('classe=',l);
          debugger ('Gelidium_biomass=',Gelidium_biomass^[i,j,l]);
          debugger ('Gelidium_density=',Gelidium_density^[i,j,l]);
        end;
        for m := 1 to MaxClasses do begin
          biomass_transition[l,m] := 0; density_transition[l,m] := 0;
        end;
      end;
      for k := 1 to MaxClasses do begin
        kk := k;
        if (Gelidium_biomass^[i,j,k] > 0) and (Gelidium_current_size^[i,j,k] <=

```

```

class_max_limit[k])
and (Gelidium_current_size^[i,j,k] > class_min_limit[k]) then begin
  biomass_transition[k,kk] := Gelidium_biomass^[i,j,k];
  density_transition[k,kk] := Gelidium_density^[i,j,k];
end;
if (Gelidium_biomass^[i,j,k] > 0) and (Gelidium_current_size^[i,j,k] >
class_max_limit[k])
and (k < MaxClasses)
then begin
  repeat
    inc(kk);
    until (Gelidium_current_size^[i,j,k] <= class_max_limit[kk]);
    biomass_transition[k,kk] := Gelidium_biomass^[i,j,k];
    density_transition[k,kk] := Gelidium_density^[i,j,k];
  end;
  if (Gelidium_biomass^[i,j,k] > 0) and (Gelidium_current_size^[i,j,k] <=
class_min_limit[k])
  then begin
    repeat
      kk := kk-1;
      until Gelidium_current_size^[i,j,k] > class_min_limit[kk];
      biomass_transition[k,kk] := Gelidium_biomass^[i,j,k];
      density_transition[k,kk] := Gelidium_density^[i,j,k];
    end;
  end;
end;
for k := 1 to MaxClasses do begin
  soma1 := 0; soma2 := 0;
  for kk := 1 to MaxClasses do begin
    soma1 := soma1 + biomass_transition[kk,k];
    soma2 := soma2 + density_transition[kk,k];
  end;
  Gelidium_biomass^[i,j,k] := soma1; Gelidium_density^[i,j,k] := soma2;
  if Gelidium_density^[i,j,k] > 0 then begin
    average_weight := Gelidium_biomass^[i,j,k]/Gelidium_density^[i,j,k];
    Gelidium_current_size^[i,j,k] := comprimento_vs_peso(average_weight);
    Gelidium_past_size^[i,j,k] := Gelidium_current_size^[i,j,k];
  end;
end;
end;
end;
end;
end;

```

```

procedure Gelidium_sesquipedale.class_transition_normal;
var
  i, j, k, kk : integer;

```

```

critical_size, critical_limit, distribution_limit, growth, integral0,
integral1, integral2, Mean_density, Mean1, Mean2, u, p_vs_c, soma1, soma2 : real;
transition_number, transition_biomass, transition_size :
array [1..Maxclasses, 1..MaxClasses] of real;
begin
{Cálculo das transferências entre classes para aferição dos fluxos de biomassa}
for i := 1 to N_boxes do begin
  for j := 1 to N_layers do begin
    for k := 1 to MaxClasses do begin
      for kk := 1 to MaxClasses do begin
        transition_number[k,kk] := 0; transition_biomass[k,kk] := 0;
        transition_size[k,kk] := 0;
      end;
    end;
  end;

  for k := 1 to MaxClasses do begin
    if Gelidium_density^[i,j,k] > 0 then begin
      kk := k;
      integral0 := 0;
      growth := Gelidium_current_size^[i,j,k] - Gelidium_past_size^[i,j,k];
      if growth > 0 then begin
        kk := k + 1;
        distribution_limit := sigma_number;
        critical_limit := class_max_limit[k];
      end;
      if growth < 0 then begin
        kk := kk - 1;
        distribution_limit := -sigma_number;
        critical_limit := class_min_limit[k];
      end;
      if (kk <> 0) and (kk <= MaxClasses) and (growth <> 0)
      then begin
        critical_size := (critical_limit - growth - Gelidium_past_size^[i,j,k]) /
          class_st_dev
          (class_min_limit[k], class_max_limit[k], Gelidium_past_size^[i,j,k]);
        if critical_size > sigma_number then critical_size := sigma_number;
        if critical_size < -sigma_number then critical_size := -sigma_number;
        {Integração para o caso em que o critical_size e o distribution_limit se
        encontram em lados de sinal oposto da normal padrão}
        if (critical_size < 0) and (growth > 0) or
        (critical_size > 0) and (growth < 0) then begin
          integral1 := integral_normal(0, distribution_limit);
          Mean1 := integral1 / (abs(distribution_limit));
          integral2 := integral_normal(0, abs(critical_size));
          Mean2 := integral2 / (abs(critical_size));
          integral0 := integral1 + integral2;
        end;
      end;
    end;
  end;
end;

```

```

Mean_density:=(Mean1*abs(distribution_limit)+Mean2*abs(critical_size))/
(abs(distribution_limit)+abs(critical_size));
end;
{Integração para o caso em que o critical_size e o distribution_limit se
encontram em lados do mesmo sinal da normal padrão}
if (critical_size<0) and (growth<0) or
(critical_size>0) and (growth>0) then begin
integral0 := integral_normal(critical_size, distribution_limit);
if integral0 = 0 then Mean_density := 0 else
Mean_density := integral0/(abs(distribution_limit-critical_size));
end;

transition_number[k,kk] := integral0*(Gelidium_density^[i,j,k]);
if transition_number[k,kk] > Gelidium_density^[i,j,k] then
transition_number[k,kk] := Gelidium_density^[i,j,k];
if transition_number[k,kk] >0 then begin
{Algas que mudam de classe}
u := inverse_normal_st(Mean_density);
if growth < 0 then u := -1*u;
transition_size[k,kk] := u*
class_st_dev
(class_min_limit[k],class_max_limit[k],Gelidium_past_size^[i,j,k])+
Gelidium_past_size^[i,j,k] + growth;
p_vs_c := peso_vs_comprimento(transition_size[k,kk]);
transition_biomass[k,kk] := p_vs_c * transition_number[k,kk];
if transition_biomass[k,kk]>Gelidium_biomass^[i,j,k] then
transition_biomass[k,kk] := Gelidium_biomass^[i,j,k];
end;
end;
end;
end;
for k := 1 to MaxClasses do begin
soma1 := 0; soma2 := 0;
for kk := 1 to MaxClasses do begin
soma1 := soma1 + transition_biomass[kk,k];
soma2 := soma2 + transition_number[kk,k];
soma1 := soma1 - transition_biomass[k,kk];
soma2 := soma2 - transition_number[k,kk];
end;
Gelidium_biomass^[i,j,k] := Gelidium_biomass^[i,j,k]+soma1;
Gelidium_density^[i,j,k] := Gelidium_density^[i,j,k]+soma2;
if (Gelidium_density^[i,j,k] <> 0) and (Gelidium_biomass^[i,j,k]<>0) then
begin
average_weight := Gelidium_biomass^[i,j,k]/Gelidium_density^[i,j,k];
Gelidium_current_size^[i,j,k] := comprimento_vs_peso(average_weight);
Gelidium_past_size^[i,j,k] := Gelidium_current_size^[i,j,k];

```

```

        end;
    end;
end;
end;
end;

```

```

procedure Gelidium_sesquipedale.Class_max;

```

```

const

```

```

    transfer_factor : real = 0.3;

```

```

var

```

```

    i,j,k,kk,x : integer;

```

```

    old_biomass, old_density, old_size, transfer_size,

```

```

    delta_biomass, Gelidium_transfer : real;

```

```

begin

```

```

    Gelidium_transfer := 0;

```

```

    for i := 1 to n_boxes do begin

```

```

        for j:= 1 to n_layers do begin

```

```

            k := 1;

```

```

            if Gelidium_biomass^[i,j,k] > Gelidium_upper_limit^[i,j,k] then begin

```

```

                delta_biomass := (Gelidium_biomass^[i,j,k]-Gelidium_upper_limit^[i,j,k])

```

```

                *transfer_factor;

```

```

                Gelidium_biomass^[i,j,k] := Gelidium_biomass^[i,j,k]-delta_biomass;

```

```

                if (Class_max_limit[k]+Class_max_limit[k]*0.00001)>

```

```

                    Gelidium_current_size^[i,j,k] then

```

```

                    Gelidium_transfer:=delta_biomass/Peso_vs_comprimento(Class_max_limit[k]+
                    Class_max_limit[k]*0.00001)

```

```

                else

```

```

                    Gelidium_transfer := delta_biomass/

```

```

                    Peso_vs_comprimento(Gelidium_current_size^[i,j,k]);

```

```

                Gelidium_density^[i,j,k] := Gelidium_density^[i,j,k]-Gelidium_transfer;

```

```

                average_weight := Gelidium_biomass^[i,j,k]/Gelidium_density^[i,j,k];

```

```

                Gelidium_current_size^[i,j,k] := comprimento_vs_peso(average_weight);

```

```

                Gelidium_past_size^[i,j,k] := Gelidium_current_size^[i,j,k];

```

```

                Gelidium_density^[i,j,k+1] := Gelidium_density^[i,j,k+1]+Gelidium_transfer;

```

```

                Gelidium_biomass^[i,j,k+1] := Gelidium_biomass^[i,j,k+1] + delta_biomass;

```

```

                average_weight := Gelidium_biomass^[i,j,k+1]/Gelidium_density^[i,j,k+1];

```

```

                Gelidium_current_size^[i,j,k+1] := comprimento_vs_peso(average_weight);

```

```

                Gelidium_past_size^[i,j,k+1] := Gelidium_current_size^[i,j,k+1];

```

```

            end;

```

```

        for k := 2 to MaxClasses do begin

```

```

            if Gelidium_biomass^[i,j,k] > Gelidium_upper_limit^[i,j,k] then begin

```

```

                old_density := Gelidium_density^[i,j,k];

```

```

                delta_biomass := (Gelidium_biomass^[i,j,k]-Gelidium_upper_limit^[i,j,k])

```



```

*transfer_factor;
Gelidium_biomass^[i,j,k] := Gelidium_biomass^[i,j,k]-delta_biomass;
if k < MaxClasses then x := k+2 else x := MaxClasses;
repeat
  randomize;
  kk := random(x);
until (kk <math>\diamond</math> k) and (kk > 0);
{Transferências para classes mais pequenas}
if kk < k then begin
  old_size := Gelidium_current_size^[i,j,k];
  transfer_size := Gelidium_current_size^[i,j,kk];
  if transfer_size = 0 then begin
    x := 10; randomize;
    transfer_size := Class_min_limit[kk]+
      (Class_max_limit[kk]-Class_min_limit[kk])/10 * random(x);
  end;
  Gelidium_transfer := delta_biomass/
    Peso_vs_comprimento(old_size);
end;
{Transferências para classes maiores}

if kk > k then begin
  transfer_size := Class_min_limit[kk]+Class_min_limit[kk]*0.00001;
  if transfer_size < Gelidium_current_size^[i,j,k] then
    transfer_size := Gelidium_current_size^[i,j,k];
  Gelidium_transfer := delta_biomass/
    Peso_vs_comprimento(transfer_size);
end;
if Gelidium_biomass^[i,j,kk]
+Gelidium_transfer*peso_vs_comprimento(transfer_size)>
Gelidium_upper_limit^[i,j,kk] then
POM_loss^[i,j] := POM_loss^[i,j] + delta_biomass;
if Gelidium_biomass^[i,j,kk]
+Gelidium_transfer*peso_vs_comprimento(transfer_size)<=
Gelidium_upper_limit^[i,j,kk] then begin
  if kk < k then
    POM_loss^[i,j] := POM_loss^[i,j] + (Peso_vs_comprimento(old_size)-
    Peso_vs_comprimento(transfer_size))*Gelidium_transfer;
    Gelidium_density^[i,j,k] := Gelidium_density^[i,j,k] - Gelidium_transfer;
    Gelidium_biomass^[i,j,kk] := Gelidium_biomass^[i,j,kk] +
    Gelidium_transfer*peso_vs_comprimento(transfer_size);
    Gelidium_density^[i,j,kk] := Gelidium_density^[i,j,kk] + Gelidium_transfer;
    average_weight := Gelidium_biomass^[i,j,kk]/Gelidium_density^[i,j,kk];
    Gelidium_current_size^[i,j,kk] := Comprimento_vs_peso(average_weight);
    Gelidium_past_size^[i,j,kk] := Gelidium_current_size^[i,j,kk];
  end;
end;

```

```

        average_weight := Gelidium_biomass^[i,j,k]/Gelidium_density^[i,j,k];
        Gelidium_current_size^[i,j,k] := comprimento_vs_peso(average_weight);
        Gelidium_past_size^[i,j,k] := Gelidium_current_size^[i,j,k];
    end;
end;
end;
end;
end;

```

```

procedure Gelidium_sesquipedale.reproduction;
begin
end;

```

```

function Gelidium_sesquipedale.quebra_probabilistica(size : real) : real;
begin
    quebra_probabilistica{média diária} := 0.003274 + 0.000409 * size
    {Relação empírica obtida com os dados do Rui Santos e do Pedro Duarte}
end;

```

```

function Gelidium_sesquipedale.quebra_media (size : real) : real;
begin
    if size < 0.403 then quebra_media := 0 else
        quebra_media{média diária} := -0.00098 + 0.002433 * size;
        {Relação empírica obtida com os dados do Rui Santos e do Pedro Duarte}
    end;
end;

```

```

function Gelidium_sesquipedale.peso_vs_comprimento;
var weight : real;
begin
    if (julian_day <= 90) then begin
        if (size < 2.89) and (size > 0) then
            weight := size*0.00632/2.89 else
            weight := 0.016593-0.00728*size+0.001289*size*size
        end;
    if (julian_day > 90) and (julian_day <= 181) then begin
        if (size < 1.67) and (size > 0) then
            weight := 0 else
            weight := -0.00499+0.002392*size+0.000375*size*size;
        end;
    if (julian_day > 181) and (julian_day <= 273) then begin
        if (size <= 1.93) then
            weight := 0 else

```

```

    weight := -0.0129+0.006696*size{Melhor regressão obtida foi linear}
end;
if (julian_day > 273) and (julian_day <= 365) then begin
    if (size < 3.44) and (size > 0) then
        weight := 0.003776*size/3.44 else
        weight := 0.023244-0.01138*size+0.001663*size*size;
    end;
    if weight < 0 then peso_vs_comprimento := 0 else
    peso_vs_comprimento := weight;
    {Relações empíricas obtidas com todos os dados do Pedro Duarte}
end;

function Gelidium_sesquipedale.comprimento_vs_peso;
var length : real;
begin
    if (julian_day <= 90) then begin
        if (weight > 0) and (weight < 0.00632) then length := 2.89*weight/0.00632 else
        length:=(0.00728+sqrt((0.00728*0.00728)-4*0.001289*(0.016593-
        weight)))/(2*0.001289);
    end;
    if (julian_day > 90) and (julian_day <= 181) then begin
        if weight = 0 then length := 0 else
        length:=(-0.002392+sqrt((0.002392*0.002392)-4*0.000375*(-0.00499-
        weight)))/(2*0.000375)
    end;
    if (julian_day > 181) and (julian_day <= 273) then begin
        if weight < 0.0000233 then
            length := 0 else
            length := (weight+0.0129)/0.006696;
    end;
    if (julian_day > 273) and (julian_day <= 365) then begin
        if (weight > 0) and (weight < 0.003776) then length := 3.44*weight/0.003776 else
        length := (0.01138+sqrt((0.01138*0.01138)-4*0.001663*(0.023244-
        weight)))/(2*0.001663);
    end;
    if length<0 then comprimento_vs_peso := 0 else comprimento_vs_peso := length;
    if length > 35 then comprimento_vs_peso := 35;
end;

{*****Gelidium_sesquipedale1*****}

constructor Gelidium_sesquipedale1.init;

var

```

```

i,j, k : integer;
read_ok : boolean;
begin
  Gelidium_sesquipedale.init;
  Class_transition;
end;

```

```

destructor Gelidium_sesquipedale1.done;
begin
  Gelidium_sesquipedale.done;
  close(genfile);
end;

```

```

procedure Gelidium_sesquipedale1.turnon(var SendObj : ShortChartype; var Code :
integer;
          var all_sent : boolean);
begin
  inc(sv_count); all_sent := false; code := macobj_code;
  case sv_count of
    1: StrPCopy(SendObj,'Gelidium(gm-2)');
    2: StrPCopy(SendObj,'Gelidium [0,5](gm-2)');
    3: StrPCopy(SendObj,'Gelidium [5,10](gm-2)');
    4: StrPCopy(SendObj,'Gelidium [10,15](gm-2)');
    5: StrPCopy(SendObj,'Gelidium [15,...](gm-2)');
    6: StrPCopy(SendObj,'Gelidium [0,5](ind.m-2)');
    7: StrPCopy(SendObj,'Gelidium [5,10](ind.m-2)');
    8: StrPCopy(SendObj,'Gelidium [10,15](ind.m-2)');
    9: StrPCopy(SendObj,'Gelidium [15,...](ind.m-2)');
    10: StrPCopy(SendObj,'POM loss(gm-2)');
    11: StrPCopy(SendObj,'DOM loss(gm-2)');
    12: StrPCopy(SendObj,'Respirated loss(gm-2)');
    13: StrPCopy(SendObj,'GPP (gm-2timestep-1)');
    14: StrPCopy(SendObj,'NPP (gm-2timestep-1)');
  end;
  if sv_count = total_gelobj then begin
    all_sent := true; sv_count := 0;
  end;
end;

```

```

procedure Gelidium_sesquipedale1.respond(var obj_value : real; box_no, box_layer :
integer;par_name : shortchartype);
var i,j,k,kk : integer;
begin

```

```

for i := 1 to N_boxes do begin
  for j := 1 to N_layers do begin
    if i = box_no then begin
      if StrComp(par_name,'Gelidium(gm-2)') = 0 then begin
        obj_value := 0;
        for k:= 1 to MaxClasses do obj_value := obj_value + Gelidium_biomass^[i,j,k];
      end;
      if StrComp(par_name,'GPP (gm-2timestep-1)') = 0 then
        obj_value := GPP^[i,j];
      if StrComp(par_name,'NPP (gm-2timestep-1)') = 0 then
        obj_value := NPP^[i,j];
    end;
    for k:= 1 to MaxClasses do begin
      if i = box_no then begin
        if (StrComp(par_name,'Gelidium [0,5](gm-2)') = 0) and (k=1) then
          obj_value := Gelidium_biomass^[i,j,1];
        if (StrComp(par_name,'Gelidium [5,10](gm-2)') = 0) and (k=2) then begin
          obj_value := 0; kk := 0;
          repeat
            inc(kk);
            obj_value :=obj_value + Gelidium_biomass^[i,j,kk+1];
          until kk = (MaxClasses-2) div 2;
        end;
        if (StrComp(par_name,'Gelidium [10,15](gm-2)') = 0) and (k=3) then begin
          obj_value := 0;kk:= 0;
          repeat
            inc(kk);
            obj_value := obj_value +Gelidium_biomass^[i,j,kk+1+(MaxClasses-2)
              div 2];
          until kk = (MaxClasses-2) div 2;
        end;
        if (StrComp(par_name,'Gelidium [15,...](gm-2)') = 0) and (k=4) then
          obj_value := Gelidium_biomass^[i,j,MaxClasses];
        if (StrComp(par_name,'Gelidium [0,5](ind.m-2)') = 0) and (k=1) then
          obj_value := Gelidium_density^[i,j,1];
        if (StrComp(par_name,'Gelidium [5,10](ind.m-2)') = 0) and (k=2) then begin
          obj_value := 0;kk := 0;
          repeat
            inc(kk);
            obj_value := obj_value +Gelidium_density^[i,j,kk+1];
          until kk = (MaxClasses-2) div 2;
        end;
        if (StrComp(par_name,'Gelidium [10,15](ind.m-2)') = 0) and (k=3) then begin
          obj_value := 0; kk := 0;
          repeat
            inc(kk);

```

```

        obj_value := obj_value + Gelidium_biomass^[i,j,kk+1+(MaxClasses-2)
        div 2];
    until kk = (MaxClasses-2) div 2;
end;
if (StrComp(par_name,'Gelidium [15,...](ind.m-2)') = 0) and (k=4) then
    obj_value := Gelidium_density^[i,j,MaxClasses];
end;
end;
if (StrComp(par_name,'POM loss(gm-2)') = 0) then
    obj_value := POM_loss^[i,j];
if (StrComp(par_name,'DOM loss(gm-2)') = 0) then
    obj_value := DOM_loss^[i,j];
if (StrComp(par_name,'Respirated loss(gm-2)') = 0) then
    obj_value := respired^[i,j];
end;
end;
end;

```

procedure Gelidium_sesquipedale1.WriteFile;

var

i,j,k,kk : integer;

biomass, density : real;

begin

write(genfile,Julian_day);write(genfile,#9);

for i:= 1 to n_boxes do begin

for j := 1 to n_layers do begin

for k := 1 to MaxClasses do begin

write (genfile, Gelidium_biomass^[i,j,k]:6:6); write (genfile, #9);

end;

for k := 1 to 4 do begin

biomass := 0;

case k of

1 : biomass := Gelidium_biomass^[i,j,k];

2 : for kk := 1 to (MaxClasses-2) div 2 do

biomass := biomass + Gelidium_biomass^[i,j,kk+1];

3 : for kk := 1 to (MaxClasses-2) div 2 do

biomass := biomass + Gelidium_biomass^[i,j,kk+1+(MaxClasses-2) div 2];

4 : biomass := Gelidium_biomass^[i,j,MaxClasses];

end;

write (genfile,biomass:2:2);write(genfile,#9);

end;

for k := 1 to MaxClasses do begin

write (genfile, Gelidium_density^[i,j,k]:6:6); write (genfile, #9);

end;

for k := 1 to 4 do begin

```

density := 0;
case k of
1 : density := Gelidium_density^[i,j,k];
2 : for kk := 1 to (MaxClasses-2) div 2 do
    density := density + Gelidium_density^[i,j,kk+1];
3 : for kk := 1 to (MaxClasses-2) div 2 do
    density := density + Gelidium_density^[i,j,kk+1+(MaxClasses-2) div 2];
4 : density := Gelidium_density^[i,j,MaxClasses];
end;
write (genfile,density:2:2);write(genfile,#9);
end;
write (genfile,POM_loss^[i,j]:4:4);write(genfile,#9);
write (genfile,DOM_loss^[i,j]:4:4);write(genfile,#9);
write (genfile,Respirated^[i,j]:4:4);write(genfile,#9);
write (genfile,GPP^[i,j]:4:4); write(genfile,#9);
write(genfile,NPP^[i,j]:4:4); write(genfile,#9);
if obj_name.ManObj then begin
    write (genfile,Harvest_biomass^[i,j]:4:4);
    write (genfile,#9);
end;
end;
end;
write(Genfile,#13);
end;

```

```

procedure Gelidium_sesquipedale1.integrate;
begin
    Gelidium_sesquipedale.integrate;
    if round(current_time + time_conv*HoursInDay) >= 24 then
        writefile;
    end;
end;

```

```

procedure Gelidium_sesquipedale1.production;
var
    light, PB9,PB13, Produtividade_bruta,
    integration_step_size1,integration_step_size2,
    depth,ord0, slope, time1, time2, tsv1, tsv2 : real;
    i,j,k,ii,jj : integer;
    Produtividade_bruta_time, Produtividade_bruta_depth : real_array;
begin
    I_timestep := 0;
    for i := 1 to n_boxes do begin
        for j := 1 to n_layers do begin
            integration_step_size1 := (time_conv*HoursInDay)/(integration_steps-1);

```

```

integration_step_size2 := (layer_max_prof^[i,j]-layer_min_prof^[i,j])/
(integration_steps-1);
depth := layer_min_prof^[i,j];
for jj := 0 to integration_steps-1 do begin
  time1 := current_time; time2 := current_time + integration_step_size1;
  for ii := 0 to integration_steps-1 do begin
    mare(julian_day,time1);
    tsv1 := time1-0.58; tsv2 := time2 - 0.58;
    if tsv1<20 then
      meanradiation(I_timestep, tsv1, tsv2{ Horas solares})
    else light := 0;
    light := I_timestep;
    light := light + light*0.44;{Correção aplicada aos valores do Instituto
Geofísico}
    rad(light,i,j,depth,tsv1 {Hora solar});
    light := 10000000*light/783432;{ Conversão de Jcm-2h-1 em uEm-2s-1 }

    if julian_day <= 90 then begin {Inverno}
      if depth<= adaptation_depth1 then begin
        Produtividade_bruta_time[ii]{mgC/gh} :=
          (light*exp(0.348177-12.00113/tempptr^[date,month])/
          (0.00185*light*light-0.02756*light+141.8859));
        end;
      if depth >= adaptation_depth2 then begin
        Produtividade_bruta_time[ii]{mgC/gh} :=
          (light*exp(0.543384-17.88364/tempptr^[date,month])/
          (0.001887*light*light+0.008693*light+130.1422));
        end;
      if (depth > adaptation_depth1) and
        (depth < adaptation_depth2) then begin
        PB9 :=
          (light*exp(0.348177-12.00113/tempptr^[date,month])/
          (0.00185*light*light-0.02756*light+141.8859));
        PB13 :=
          (light*exp(0.543384-17.88364/tempptr^[date,month])/
          (0.001887*light*light+0.008693*light+130.1422));
        slope := (PB13 - PB9)/(adaptation_depth2-adaptation_depth1);
        ord0 := -slope*(adaptation_depth2)+PB13;
        Produtividade_bruta_time[ii] := ord0 + slope * (depth );
        end;
      end;
    end;

    {Primavera e Verão}

    if (julian_day > 90) and (julian_day <= 273) then begin
      if depth <= adaptation_depth1 then begin

```



```

    Produtividade_bruta_time[ii]{mgC/gh} :=
    (light*exp(0.484488-12.39543/tempptr^[date,month])/
    (0.001974*light*light-0.01759*light+131.7957));
end;
if depth >= adaptation_depth2 then begin
    Produtividade_bruta_time[ii]{mgC/gh} :=
    (light*exp(0.855209-19.182/tempptr^[date,month])/
    (0.00204*light*light
    -0.0503*light+136.0456));
end;
if (depth > adaptation_depth1)
and (depth < adaptation_depth2) then begin
    PB9 :=
    (light*exp(0.484488-12.39543/tempptr^[date,month])/
    (0.001974*light*light-0.01759*light+131.7957));
    PB13 :=
    (light*exp(0.855209-19.182/tempptr^[date,month])/
    (0.00204*light*light-0.0503*light+136.0456));
    slope := (PB13 - PB9)/(adaptation_depth2-adaptation_depth1);
    ord0 := -slope*(adaptation_depth2)+PB13;
    Produtividade_bruta_time[ii] := ord0 + slope * (depth );
end;
end;

```

{ Outono }

```

if (julian_day > 273) and (julian_day <= 365) then begin
    if depth <= adaptation_depth1 then begin
        Produtividade_bruta_time[ii]{mgC/gh} :=
        (light*exp(0.348177-12.00113/tempptr^[date,month])/
        (0.00185*light*light-0.02756*light+141.8859));
    end;
    if depth >= adaptation_depth2 then begin
        Produtividade_bruta_time[ii]{mgC/gh} :=
        (light*exp(0.543384-17.88364/tempptr^[date,month])/
        (0.001887*light*light+0.008693*light+130.1422));
    end;
    if (depth > adaptation_depth1) and
    (depth < adaptation_depth2) then begin
        PB9 :=
        (light*exp(0.348177-12.00113/tempptr^[date,month])/
        (0.00185*light*light-0.02756*light+141.8859));
        PB13 :=
        (light*exp(0.543384-17.88364/tempptr^[date,month])/
        (0.001887*light*light+0.008693*light+130.1422));
    end;
end;

```

```

        slope := (PB13 - PB9)/(adaptation_depth2-adaptation_depth1);
        ord0 := -slope*(adaptation_depth2)+PB13;
        Produtividade_bruta_time[ii] := ord0 + slope * (depth);
    end;
end;
time1 := time1 + integration_step_size1;
time2 := time2 + integration_step_size1;
end;
Simpson_integral(Produtividade_bruta_time,integration_step_size1);
Produtividade_bruta_depth[jj]:=integral/(HoursInDay*time_conv);
{ Produt. em mg/gh}
if jj < integration_steps-1 then depth := depth + integration_step_size2;
end;
Simpson_integral(Produtividade_bruta_depth,integration_step_size2);
if depth - layer_min_prof^[i,j] = 0
then Produtividade_bruta := integral else
Produtividade_bruta := integral/(depth-layer_min_prof^[i,j]);
for k := 1 to MaxClasses do begin
    GPP^[i,j]:=GPP^[i,j]+
    Produtividade_bruta*HoursInDay/cubic/dw_c)*Gelidium_biomass^[i,j,k]*
    time_conv;
    Gelidium_biomass_flux^[i,j,k] := Gelidium_biomass_flux^[i,j,k]+
    (Produtividade_bruta*HoursInDay/cubic/dw_c)*Gelidium_biomass^[i,j,k];
    if (Gelidium_biomass^[i,j,k] > 0) and (Gelidium_density^[i,j,k]>0) then begin
        Delta_size^[i,j,k]:=
        Comprimento_vs_peso(Peso_vs_comprimento(Gelidium_past_size^[i,j,k])+
        (Produtividade_bruta*HoursInDay*time_conv/cubic/dw_c)*
        Peso_vs_comprimento(Gelidium_past_size^[i,j,k]))-
        Gelidium_past_size^[i,j,k];
        Gelidium_current_size^[i,j,k] := Gelidium_current_size^[i,j,k] +
        Delta_size^[i,j,k];
        if Gelidium_current_size^[i,j,k] <= 0 then
            Gelidium_current_size^[i,j,k] := Gelidium_past_size^[i,j,k];
            if Gelidium_past_size^[i,j,k] <= 0 then
                Gelidium_current_size^[i,j,k] := (Class_max_limit[k]+Class_min_limit[k])/2;
            end;
        end;
    end;
    NPP^[i,j] := GPP^[i,j];
end;
end;
end;
end;

```

```

procedure Gelidium_sesquipedale1.respiration;

```

```

var
  i, j, k : integer;
  respiratory_rate : real;
begin
  for i := 1 to n_boxes do begin
    for j:= 1 to n_layers do begin
      if (julian_day <= 90) or
        ((julian_day > 273) and (julian_day <= 365)) then {Inverno e Outono}
        respiratory_rate := exp(-4.82+0.1*temp_ptr^[date,month]);
      if (julian_day > 90) and (julian_day <=273) then {Primavera e Verão}
        respiratory_rate{mgC/gh} := exp(-4.80+0.09*temp_ptr^[date,month]);
      for k:= 1 to MaxClasses do begin
        if (Gelidium_biomass^[i,j,k]>0) and (Gelidium_density^[i,j,k]>0) then begin
          Gelidium_biomass_flux^[i,j,k] := Gelidium_biomass_flux^[i,j,k] -
            (respiratory_rate*HoursInDay/cubic/dw_c)*Gelidium_biomass^[i,j,k];
          respired_flux^[i,j] := respired_flux^[i,j]+
            (respiratory_rate*HoursInDay/cubic/dw_c)*Gelidium_biomass^[i,j,k];
          {Modelo calibrado com algas aclimatizadas na Guia em 1993,
            assumiu-se um RQ=0.8, consideraram-se os resultados obtidos
            às seguintes temperaturas:
            14, 18, 22 e 26 °C.
            A respiração exprime-se aqui em gDWm-2dia-1}

          Delta_size^[i,j,k]:=
            Comprimento_vs_peso(Peso_vs_comprimento(Gelidium_past_size^[i,j,k])-
              (respiratory_rate*HoursInDay*time_conv/cubic/dw_c)*
              Peso_vs_comprimento(Gelidium_past_size^[i,j,k]))-
            Gelidium_past_size^[i,j,k];
          Gelidium_current_size^[i,j,k]:=Gelidium_current_size^[i,j,k]+
            Delta_size^[i,j,k];
          if Gelidium_current_size^[i,j,k] <= 0 then
            Gelidium_current_size^[i,j,k] := Gelidium_past_size^[i,j,k];
          if Gelidium_past_size^[i,j,k] <= 0 then
            Gelidium_current_size^[i,j,k] := (Class_max_limit[k]+Class_min_limit[k])/2;
          end;
        end;
      end;
    end;
  end;
end;

procedure Gelidium_sesquipedale1.exsudation;
var
  i, j, k : integer;
  Exudation_rate : real;
begin

```

```

for i := 1 to n_boxes do begin
  for j:= 1 to n_layers do begin
    if (julian_day <= 90) or
      ((julian_day > 273) and (julian_day <= 365)) then begin{Inverno e Outono}
      if Gelidium_prof^[i,j] + tidal_height <= adaptation_depth1 then
        Exudation_rate := 0.02;
      if Gelidium_prof^[i,j] + tidal_height >= adaptation_depth2 then
        Exudation_rate := 0.06;
      if (Gelidium_prof^[i,j]+tidal_height > adaptation_depth1)
        and (Gelidium_prof^[i,j]
          +tidal_height< adaptation_depth2) then
        Exudation_rate := -0.07+0.01*(Gelidium_prof^[i,j]+tidal_height);
      end;
    if (julian_day > 90) and (julian_day <=273) then begin {Primavera e Verão}
      if Gelidium_prof^[i,j] + tidal_height <= adaptation_depth1 then
        Exudation_rate := 0.02;
      if Gelidium_prof^[i,j] + tidal_height >= adaptation_depth2 then
        Exudation_rate := 0.00;
      if (Gelidium_prof^[i,j]+tidal_height > adaptation_depth1)
        and (Gelidium_prof^[i,j] +
          tidal_height< adaptation_depth2) then
        Exudation_rate := -0.045+0.005*(Gelidium_prof^[i,j]+tidal_height);
      end;
    for k:= 1 to MaxClasses do begin
      if (Gelidium_biomass^[i,j,k] > 0) and (Gelidium_density^[i,j,k]>0) then begin
        Gelidium_biomass_flux^[i,j,k] := Gelidium_biomass_flux^[i,j,k] -
          (Exudation_rate*HoursInDay/cubic/dw_c)*Gelidium_biomass^[i,j,k];
        DOM_flux^[i,j] := DOM_flux^[i,j]+
          (Exudation_rate*HoursInDay/cubic/dw_c)*Gelidium_biomass^[i,j,k];
        {Modelo calibrado com algas aclimatizadas em laboratório}
        {A exsudação exprime-se aqui em gDWm-2dia-1}
        Delta_size^[i,j,k]:=
          Comprimento_vs_peso(Peso_vs_comprimento(Gelidium_past_size^[i,j,k]))-
          (Exudation_rate*HoursInDay*time_conv/cubic/dw_c)*
          Peso_vs_comprimento(Gelidium_past_size^[i,j,k]))-
          Gelidium_past_size^[i,j,k];
        Gelidium_current_size^[i,j,k]:=Gelidium_current_size^[i,j,k]+
          Delta_size^[i,j,k];
        if Gelidium_current_size^[i,j,k] <= 0 then
          Gelidium_current_size^[i,j,k] := Gelidium_past_size^[i,j,k];
        if Gelidium_past_size^[i,j,k] <= 0 then
          Gelidium_current_size^[i,j,k] := (Class_max_limit[k]+Class_min_limit[k])/2;
        end;
      end;
    end;
  end;
end;

```

end;

```
function Gelidium_sesquipedale1.peso_vs_comprimento (size : real) : real;
begin
  if size > 1.92 then
    peso_vs_comprimento := -0.008631+0.003773*size+0.0003799*size*size
  else peso_vs_comprimento := 0;
    {Relação empírica obtida com todos os dados do Pedro Duarte}
  end;
```

```
function Gelidium_sesquipedale1.comprimento_vs_peso (weight : real) : real;
begin
  if weight > 1.36e-5 then
    comprimento_vs_peso := (-0.003773+sqrt((0.003773*0.003773)-4*0.0003799*
      (-0.008631-weight)))/
      (2*0.0003799)
  else comprimento_vs_peso := 0;
    {Relação empírica obtida com todos os dados do Pedro Duarte}
  end;
end.
```

{ \$N+ }

unit Gelobjt2; { Modelo dinâmico de produtividade => Tempo de resposta e inibição da fotossíntese são expressos em função do tempo }

interface

uses Strings, Ecoconst, ReadVars, ReadFunc, Prodobjt, Dissobjt, Spmobjt, GelObjt,
WinProcs, WinTypes, Macroobjt, WinCrt;

type

PGelidium_sesquipedale2 = ^Gelidium_sesquipedale2;
Gelidium_sesquipedale2 = object (Gelidium_sesquipedale1)
 constructor init;
 destructor done; virtual;
 procedure production; virtual;
end;

implementation

constructor Gelidium_sesquipedale2.init;
begin
 Gelidium_sesquipedale1.init;
end;

destructor Gelidium_sesquipedale2.done;
begin
 Gelidium_sesquipedale1.done;
end;

procedure Gelidium_sesquipedale2.production;

var
 light, PB9, PB13, Produtividade_bruta,
 integration_step_size1, integration_step_size2,
 depth, ord0, slope, time1, time2, tsv1, tsv2 : real;
 response_function, inhibition_function : double;
 i, j, k, ii, jj : integer;
 Produtividade_bruta_time, Produtividade_bruta_depth : real_array;
begin
 I_timestep := 0;

```

for i := 1 to n_boxes do begin
  for j := 1 to n_layers do begin
    integration_step_size1 := (time_conv*HoursInday)/(integration_steps-1);
    integration_step_size2 := (layer_max_prof^[i,j]-layer_min_prof^[i,j])/
    (integration_steps-1);
    depth := layer_min_prof^[i,j];
    for jj := 0 to integration_steps-1 do begin
      time1 := current_time; time2 := current_time + integration_step_size1;
      for ii := 0 to integration_steps-1 do begin
        mare(julian_day,time1);
        tsv1 := time1-0.58; tsv2 := time2 - 0.58;
        if tsv1<20 then
          meanradiation(I_timestep, tsv1, tsv2{Horas solares})
        else light := 0;
        light := I_timestep;
        light := light + light*0.44;{Correção aplicada aos valores do Instituto
Geofísico}
        rad(light,i,j,depth,tsv1{Hora solar});
        light := 10000000*light/783432;{ Conversão de Jcm-2h-1 em uEm-2s-1 }
        if julian_day <= 90 then begin {Inverno}
          if depth <= adaptation_depth1 then begin
            if (I_timestep_pred[jj,i,j] < optimal_light[2])
            then critical_exposure_time[jj,i,j] := 0;
            if (abs(-light_exposure_time[jj,i,j]/response_time) >1e+20)
            or (light_exposure_time[jj,i,j]>5*response_time) then
              response_function := 1 else
              response_function := (1-exp(-light_exposure_time[jj,i,j]/response_time));
            if (abs(-critical_exposure_time[jj,i,j]/inhibition_time) >1e+20) or
            (critical_exposure_time[jj,i,j] > 5*inhibition_time) then
              inhibition_function := 1 else
              inhibition_function:=
              (1-exp(critical_exposure_time[jj,i,j]/inhibition_time));
            Produtividade_bruta_time[ii]{mgC/gh} := response_function*
            (light*exp(0.348177-12.00113/tempptr^[date,month])/
            (inhibition_function*0.00185*light*light
            -0.02756*light+141.8859));
            if light >= optimal_light[2] then
              critical_exposure_time[jj,i,j]:=critical_exposure_time[jj,i,j]+
              integration_step_size1;
            end;
          if depth >= adaptation_depth2 then begin
            if (I_timestep_pred[jj,i,j] < optimal_light[1])
            then critical_exposure_time[jj,i,j] := 0;
            if (abs(-light_exposure_time[jj,i,j]/response_time) >1e+20)
            or (light_exposure_time[jj,i,j]>5*response_time) then
              response_function := 1 else
              response_function:=

```

```

(1-exp(-light_exposure_time[jj,i,j]/response_time)){1};
if (abs(-critical_exposure_time[jj,i,j]/inhibition_time) > 1e+20) or
(critical_exposure_time[jj,i,j] > 5*inhibition_time) then
inhibition_function := 1 else
inhibition_function:=
(1-exp(-critical_exposure_time[jj,i,j]/inhibition_time));
Produtividade_bruta_time[ii]{mgC/gh} := response_function*
(light*exp(0.543384-17.88364/tempptr^[date,month])/
(inhibition_function*0.001887*light*light+
0.008693*light+130.1422));
if light >= optimal_light[1] then
critical_exposure_time[jj,i,j]:=
critical_exposure_time[jj,i,j] + integration_step_size1;
end;
if (depth > adaptation_depth1) and
(depth < adaptation_depth2) then begin
if (I_timestep_pred[jj,i,j] < optimal_light[1]) and
(I_timestep_pred[jj,i,j] < optimal_light[2]) then
critical_exposure_time[jj,i,j] := 0;
if (abs(-light_exposure_time[jj,i,j]/response_time) > 1e+20)
or (light_exposure_time[jj,i,j]>5*response_time) then
response_function :=1 else
response_function :=(1-exp(-light_exposure_time[jj,i,j]/response_time));
if (abs(-critical_exposure_time[jj,i,j]/inhibition_time) > 1e+20) or
(critical_exposure_time[jj,i,j] > 5*inhibition_time) then
inhibition_function := 1 else
inhibition_function:=
(1-exp(-critical_exposure_time[jj,i,j]/inhibition_time));
PB9 := response_function*
(light*exp(0.348177-12.00113/tempptr^[date,month])/
(inhibition_function*0.00185*light*light
-0.02756*light+141.8859));
PB13 := response_function*
(light*exp(0.543384-17.88364/tempptr^[date,month])/
(inhibition_function*0.001887*light*light+
0.008693*light+130.1422));
slope := (PB13 - PB9)/(adaptation_depth2-adaptation_depth1);
ord0 := -slope*(adaptation_depth2)+PB13;
Produtividade_bruta_time[ii] := ord0 + slope * (depth );
if (light >= optimal_light[1]) or (light >= optimal_light[2]) then
critical_exposure_time[jj,i,j]:=critical_exposure_time[jj,i,j]
+ integration_step_size1;
end;
end;

```

{Primavera e Verão}


```

if (julian_day > 90) and (julian_day <= 273) then begin
  if depth <= adaptation_depth1 then begin
    if (I_timestep_pred[jj,i,j] < optimal_light[4])
    then critical_exposure_time[jj,i,j] := 0;
    if (abs(-light_exposure_time[jj,i,j]/response_time) > 1e+20)
    or (light_exposure_time[jj,i,j] > 5*response_time) then
    response_function := 1 else
    response_function := (1-exp(-light_exposure_time[jj,i,j]/response_time));
    if (abs(-critical_exposure_time[jj,i,j]/inhibition_time) > 1e+20) or
    (critical_exposure_time[jj,i,j] > 5*inhibition_time) then
    inhibition_function := 1 else
    inhibition_function:=
    (1-exp(-critical_exposure_time[jj,i,j]/inhibition_time));
    Produtividade_bruta_time[ii]{mgC/gh} := response_function*
    (light*exp(0.484488-12.39543/temp_ptr^[date,month])/
    (inhibition_function*0.001974*light*light
    -0.01759*light+131.7957));
    if light >= optimal_light[4] then
    critical_exposure_time[jj,i,j]:=
    critical_exposure_time[jj,i,j] + integration_step_size1;
    if produtividade_bruta_time[ii]<0 then debugger('erro na prod.',1);
  end;
  if depth >= adaptation_depth2 then begin
    if (I_timestep_pred[jj,i,j] < optimal_light[3])
    then critical_exposure_time[jj,i,j] := 0;
    if (abs(-light_exposure_time[jj,i,j]/response_time) > 1e+20)
    or (light_exposure_time[jj,i,j] > 5*response_time) then
    response_function := 1 else
    response_function := (1-exp(-light_exposure_time[jj,i,j]/response_time));
    if (abs(-critical_exposure_time[jj,i,j]/inhibition_time) > 1e+20) or
    (critical_exposure_time[jj,i,j] > 5*inhibition_time) then
    inhibition_function := 1 else
    inhibition_function:=
    (1-exp(-critical_exposure_time[jj,i,j]/inhibition_time));
    Produtividade_bruta_time[ii]{mgC/gh} := response_function*
    (light*exp(0.855209-19.182/temp_ptr^[date,month])/
    (inhibition_function*0.00204*light*light
    -0.0503*light+136.0456));
    if light >= optimal_light[3] then
    critical_exposure_time[jj,i,j]:=
    critical_exposure_time[jj,i,j] + integration_step_size1;
    if produtividade_bruta_time[ii]<0 then debugger('erro na prod.',2);
  end;
  if (depth > adaptation_depth1)
  and (depth < adaptation_depth2) then begin

```

```

if (I_timestep_pred[jj,i,j] < optimal_light[3]) and
(I_timestep_pred[jj,i,j] < optimal_light[4]) then
critical_exposure_time[jj,i,j] := 0;
if (abs(-light_exposure_time[jj,i,j]/response_time) > 1e+20)
or (light_exposure_time[jj,i,j] > 5*response_time) then
response_function := 1 else
response_function := (1-exp(-light_exposure_time[jj,i,j]/response_time));
if (abs(-critical_exposure_time[jj,i,j]/inhibition_time) > 1e+20) or
(critical_exposure_time[jj,i,j] > 5*inhibition_time) then
inhibition_function := 1 else
inhibition_function:=
(1-exp(-critical_exposure_time[jj,i,j]/inhibition_time));
PB9 := response_function*
(light*exp(0.484488-12.39543/temp_ptr^[date,month])/
(inhibition_function*0.001974*light*light
-0.01759*light+131.7957));
PB13 := response_function*
(light*exp(0.855209-19.182/temp_ptr^[date,month])/
(inhibition_function*0.00204*light*light
-0.0503*light+136.0456));
slope := (PB13 - PB9)/(adaptation_depth2-adaptation_depth1);
ord0 := -slope*(adaptation_depth2)+PB13;
Produtividade_bruta_time[ii] := ord0 + slope * (depth );
if (light >= optimal_light[3]) or (light >= optimal_light[4]) then
critical_exposure_time[jj,i,j]:=
critical_exposure_time[jj,i,j] + integration_step_size1;
end;
end;

```

{ Outono }

```

if (julian_day > 273) and (julian_day <= 365) then begin
if depth <= adaptation_depth1 then begin
if (I_timestep_pred[jj,i,j] < optimal_light[2])
then critical_exposure_time[jj,i,j] := 0;
if (abs(-light_exposure_time[jj,i,j]/response_time) > 1e+20)
or (light_exposure_time[jj,i,j] > 5*response_time) then
response_function := 1 else
response_function := (1-exp(-light_exposure_time[jj,i,j]/response_time));
if (abs(-critical_exposure_time[jj,i,j]/inhibition_time) > 1e+20) or
(critical_exposure_time[jj,i,j] > 5*inhibition_time) then
inhibition_function := 1 else
inhibition_function:=
(1-exp(-critical_exposure_time[jj,i,j]/inhibition_time));
Produtividade_bruta_time[ii]{ mgC/gh } := response_function*
(light*exp(0.348177-12.00113/temp_ptr^[date,month])/
(inhibition_function*0.00185*light*light

```

```

-0.02756*light+141.8859));
if light >= optimal_light[2] then
critical_exposure_time[jj,i,j]:=
critical_exposure_time[jj,i,j] + integration_step_size1;
end;
if depth >= adaptation_depth2 then begin
if (I_timestep_pred[jj,i,j] < optimal_light[1])
then critical_exposure_time[jj,i,j] := 0;
if (abs(-light_exposure_time[jj,i,j]/response_time) > 1e+20)
or (light_exposure_time[jj,i,j]>5*response_time) then
response_function := 1 else
response_function := (1-exp(-light_exposure_time[jj,i,j]/response_time));
if (abs(-critical_exposure_time[jj,i,j]/inhibition_time) > 1e+20) or
(critical_exposure_time[jj,i,j] > 5*inhibition_time) then
inhibition_function := 1 else
inhibition_function:=
(1-exp(-critical_exposure_time[jj,i,j]/inhibition_time));
Produtividade_bruta_time[ii]{ mgC/gh } := response_function*
(light*exp(0.543384-17.88364/temp_ptr^[date,month])/
(inhibition_function*0.001887*light*light+
0.008693*light+130.1422));
if light >= optimal_light[1] then
critical_exposure_time[jj,i,j] :=
critical_exposure_time[jj,i,j] + integration_step_size1;
end;
if (depth > adaptation_depth1) and
(depth < adaptation_depth2) then begin
if (I_timestep_pred[jj,i,j] < optimal_light[1]) and
(I_timestep_pred[jj,i,j] < optimal_light[2]) then
critical_exposure_time[jj,i,j] := 0;
if (abs(-light_exposure_time[jj,i,j]/response_time) > 1e+20)
or (light_exposure_time[jj,i,j]>5*response_time) then
response_function := 1 else
response_function := (1-exp(-light_exposure_time[jj,i,j]/response_time));
if (abs(-critical_exposure_time[jj,i,j]/inhibition_time) > 1e+20) or
(critical_exposure_time[jj,i,j] > 5*inhibition_time) then
inhibition_function := 1 else
inhibition_function:=
(1-exp(-critical_exposure_time[jj,i,j]/inhibition_time));
PB9 := response_function*
(light*exp(0.348177-12.00113/temp_ptr^[date,month])/
(inhibition_function*0.00185*light*light
-0.02756*light+141.8859));
PB13 := response_function*
(light*exp(0.543384-17.88364/temp_ptr^[date,month])/

```

```

(inhibition_function*0.001887*light*light+
0.008693*light+130.1422));
slope := (PB13 - PB9)/(adaptation_depth2-adaptation_depth1);
ord0 := -slope*(adaptation_depth2)+PB13;
Produtividade_bruta_time[ii] := ord0 + slope * depth ;
if (light >= optimal_light[1]) or (light >= optimal_light[2]) then
critical_exposure_time[jj,i,j] := critical_exposure_time[jj,i,j] +
integration_step_size1;
end;
end;
I_timestep_pred[jj,i,j] := light;
if light>0 then
light_exposure_time[jj,i,j]:=
light_exposure_time[jj,i,j] + integration_step_size1 else
light_exposure_time[jj,i,j] := 0;
time1 := time1 + integration_step_size1;
time2 := time2 + integration_step_size1;
end;
Simpson_integral(Produtividade_bruta_time,integration_step_size1);
Produtividade_bruta_depth[jj]:=integral/(HoursInDay*time_conv);
{ Produt. em mg/gh}
if jj < integration_steps-1 then depth := depth + integration_step_size2;
end;
Simpson_integral(Produtividade_bruta_depth,integration_step_size2);
if depth - layer_min_prof^[i,j] = 0
then Produtividade_bruta := integral else
Produtividade_bruta := integral/(depth-layer_min_prof^[i,j]);
for k := 1 to MaxClasses do begin
GPP^[i,j]:=GPP^[i,j] +
(Produtividade_bruta*HoursInDay/cubic/dw_c)*Gelidium_biomass^[i,j,k]*
time_conv;
Gelidium_biomass_flux^[i,j,k] := Gelidium_biomass_flux^[i,j,k]+
(Produtividade_bruta*HoursInDay/cubic/dw_c)*Gelidium_biomass^[i,j,k];
if (Gelidium_biomass^[i,j,k] > 0) and (Gelidium_density^[i,j,k]>0) then begin
Delta_size^[i,j,k]:=
Comprimento_vs_peso(Peso_vs_comprimento(Gelidium_past_size^[i,j,k])+
(Produtividade_bruta*HoursInDay*time_conv/cubic/dw_c)*
Peso_vs_comprimento(Gelidium_past_size^[i,j,k]))-
Gelidium_past_size^[i,j,k];
Gelidium_current_size^[i,j,k] := Gelidium_current_size^[i,j,k] +
Delta_size^[i,j,k];
if Gelidium_current_size^[i,j,k] <= 0 then
Gelidium_current_size^[i,j,k] := Gelidium_past_size^[i,j,k];
if Gelidium_past_size^[i,j,k] <= 0 then
Gelidium_current_size^[i,j,k] := (Class_max_limit[k]+Class_min_limit[k])/2;
end;
end;
end;

```

```
    NPP^[i,j] := GPP^[i,j];  
  end;  
end;  
end;  
  
end.
```

unit ManObjt;

interface

uses

Strings,Ecoconst,ReadVars,DissObjt,Phytobjt, Prodobjt,Macroobjt,Gelobjt,Gelobjt2,
Zoobobjt,Wobjects,Wintypes;

const

{PUBLIC}

total_manobj = 3;

prey_species : string[30] = 'Crassostrea gigas3';

type

{Man object}

Phomem = ^man;

man = object(TReader)

year : integer;

harvest_flux, seed_input,seed_weight,crop,

crop_lowerlimit,crop_upperlimit : conc_data; {ALL SPECIES}

dw_to_fw,chl_carbon,carbon_dw, harvestable_weight: real; {conversion factors}

harvest_effort, harvest_efficiency,

priceKg_Crassostrea_harvest{trabalho de apanha}: conc_data;

priceKg_Crassostrea_seed,{gastos referentes à sementeira de
cada kg de ostras recolhida}

priceKg_Crassostrea{venda} : real;

{Public methods}

constructor init;

destructor done; virtual;

procedure turnon(var SendObj : ShortCharType; var code : integer;

var all_sent : boolean);virtual;

procedure go(time : real);virtual;

procedure respond(var obj_value : real; box_no, box_layer : integer;

par_name : shortchartype);virtual;

procedure balance(mass : real); virtual;

procedure integrate; virtual;

{Private methods}

procedure zooharvest;

procedure seed;

end;

Pman_Espichel = ^man_Espichel;

man_espichel = object (man)

```

Minimal_harvest_size : conc_data;
harvest_begin, harvest_end : array[1..5, 1..5] of integer;
priceKg_Gelidium, priceKg_Gelidium_harvest : real;
constructor init;
destructor done; virtual;
procedure turnon(var SendObj : ShortCharType; var code : integer;
var all_sent : boolean);virtual;
procedure go(time : real);virtual;
procedure respond(var obj_value : real; box_no, box_layer : integer;
par_name : shortchartype); virtual;
{Private methods}
procedure Gelidium_harvest;
end;

```

```

var P_man : Phomem;

```

implementation

```

destructor man.done;
begin
  dispose(generic); dispose(generic_load); dispose(generic_flux);
  dispose(harvest_biomass);dispose( harvest_flux);
  dispose( seed_input);dispose(seed_weight);
  dispose(crop_lowerlimit); dispose (crop_upperlimit);
  dispose(harvest_effort); dispose(harvest_efficiency);
  dispose(priceKg_Crassostrea_harvest);dispose(crop);
end;

```

```

procedure man.turnon(var SendObj : ShortChartype; var Code : integer;
var all_sent : boolean);
begin
  inc(sv_count); all_sent := false; code := manobj_code;
  case sv_count of
    1: StrPCopy(SendObj,'Harvest(TonFW)');
    2: StrPCopy(SendObj,'Harvest gross value');
    3: StrPCopy(SendObj,'Harvest net value');
  end;
  if sv_count = total_manobj then begin
    all_sent := true; sv_count := 0;
  end;
end;

```

```

Procedure man.balance(mass : real);
begin

```

```

    {Passive methods}
end;

{Neutral methods}

Procedure man.integrate;
var i,j : integer;
begin
    {man}
    generic^ := harvest_biomass^; generic_flux^ := harvest_flux^;
    Treader.integrate;
    harvest_biomass^ := generic^; harvest_flux^ := generic_flux^;
    for i := 1 to N_boxes do begin
        for j := 1 to N_layers do begin
            if harvest_biomass^[i,j] < 0 then harvest_biomass^[i,j] := 0;
        end;
    end;
end;

{Active methods}

{Man_Espichel}

constructor man_espichel.init;
var i,j, k : integer; read_ok : boolean;
begin
    child_name := 'Man';
    new(generic); new(generic_load); new(generic_flux);
    new(harvest_biomass); new(harvest_flux);
    new(harvest_effort); new(harvest_efficiency);
    new(crop); new(minimal_harvest_size);
    sv_count := 0;    {Initialize enquiry counter}
    timestep := 0;    {Zero the time step}
    P_read := New(PReader, init(read_ok));
    object_name := child_name;
    can_read := P_read^.can_read;
    position_cell;
    for i := 1 to total_manobj do begin
        read_variablename;
        read_endmembers;
        read_initialconditions;
        read_loads;
        case i of
            1: begin
                for k := 1 to n_boxes do begin
                    for j := 1 to n_layers do begin

```



```

        harvest_begin[k,j] := round(generic^[k,j]);
    end;
end;
end;
2: begin
    for k := 1 to n_boxes do begin
        for j := 1 to n_layers do begin
            harvest_end[k,j] := round(generic^[k,j]);
        end;
    end;
end;
3: begin
    for k := 1 to n_boxes do begin
        for j := 1 to n_layers do begin
            minimal_harvest_size^[k,j] := generic^[k,j];
        end;
    end;
end;
end;
dispose(P_read,done);
priceKg_Gelidium := 200;{escudos por kg de peso seco}
priceKg_Gelidium_harvest := 50;
for i := 1 to N_boxes do begin
    for j := 1 to N_layers do begin
        harvest_biomass^[i,j] := 0; harvest_flux^[i,j] := 0;
        harvest_effort^[i,j] := 1; harvest_efficiency^[i,j] := 1;
        generic^[i,j] := 0; generic_flux^[i,j] := 0; generic_load^[i,j] := 0;
    end;
end;
end;
end;

destructor man_espichel.done;
begin
    dispose (generic); dispose (generic_load);dispose (generic_flux);
    dispose (harvest_biomass); dispose (harvest_flux); dispose (harvest_effort);
    dispose (harvest_efficiency); dispose (crop);dispose (minimal_harvest_size);
end;

```

```

procedure man_espichel.turnon(var SendObj : ShortChartype; var Code : integer;
var all_sent : boolean);
begin
    inc(sv_count); all_sent := false; code := manobj_code;
    case sv_count of
        1: StrPCopy(SendObj,'Harvest(gDWm-2)');

```

```

    2: StrPCopy(SendObj,'Harvest gross value');
    3: StrPCopy(SendObj,'Harvest net value');
end;
if sv_count = total_manobj then begin
    all_sent := true; sv_count := 0;
end;
end;

procedure man_espichel.respond;
var i,j : integer;
begin
    for i := 1 to N_boxes do begin
        for j := 1 to N_layers do begin
            if i = box_no then begin
                if StrComp(par_name,'Harvest(gDWm-2)') = 0 then
                    obj_value := harvest_biomass^[i,j];
                if StrComp(par_name,'Harvest gross value')= 0 then
                    obj_value := harvest_biomass^[i,j]*cubic*priceKg_Gelidium;
                if StrComp (par_name,'Harvest net value') = 0 then
                    obj_value :=(priceKg_Gelidium
                    -priceKg_Gelidium_harvest)*harvest_biomass^[i,j]/cubic;
            end;
        end;
    end;
end;

```

```

procedure man_espichel.go;
begin
    Gelidium_harvest;
end;

```

```

procedure man_espichel.Gelidium_harvest;
var Harvestable_biomass, removed_biomass: real ;
    i,j, Harvestable_class : integer;
begin
    for i := 1 to n_boxes do begin
        for j := 1 to n_layers do begin
            if (julian_day > harvest_begin[i,j]) and (julian_day < harvest_end[i,j])
            then begin
                Harvestable_class := 0; Harvestable_biomass := 0;
                P_fitob^.respondnew(minimal_harvest_size^[i,j],i,j,
                Harvestable_class,Harvestable_biomass);
                if Harvestable_biomass > 0 then begin
                    P_fitob^.balancenew(Harvestable_class,i,j,

```

```
        minimal_harvest_size^[i,j],Harvest_efficiency^[i,j],removed_biomass);  
        Harvest_flux^[i,j] := Harvest_flux^[i,j]+removed_biomass;  
    end;  
end;  
end;  
end;  
end;  
end.
```